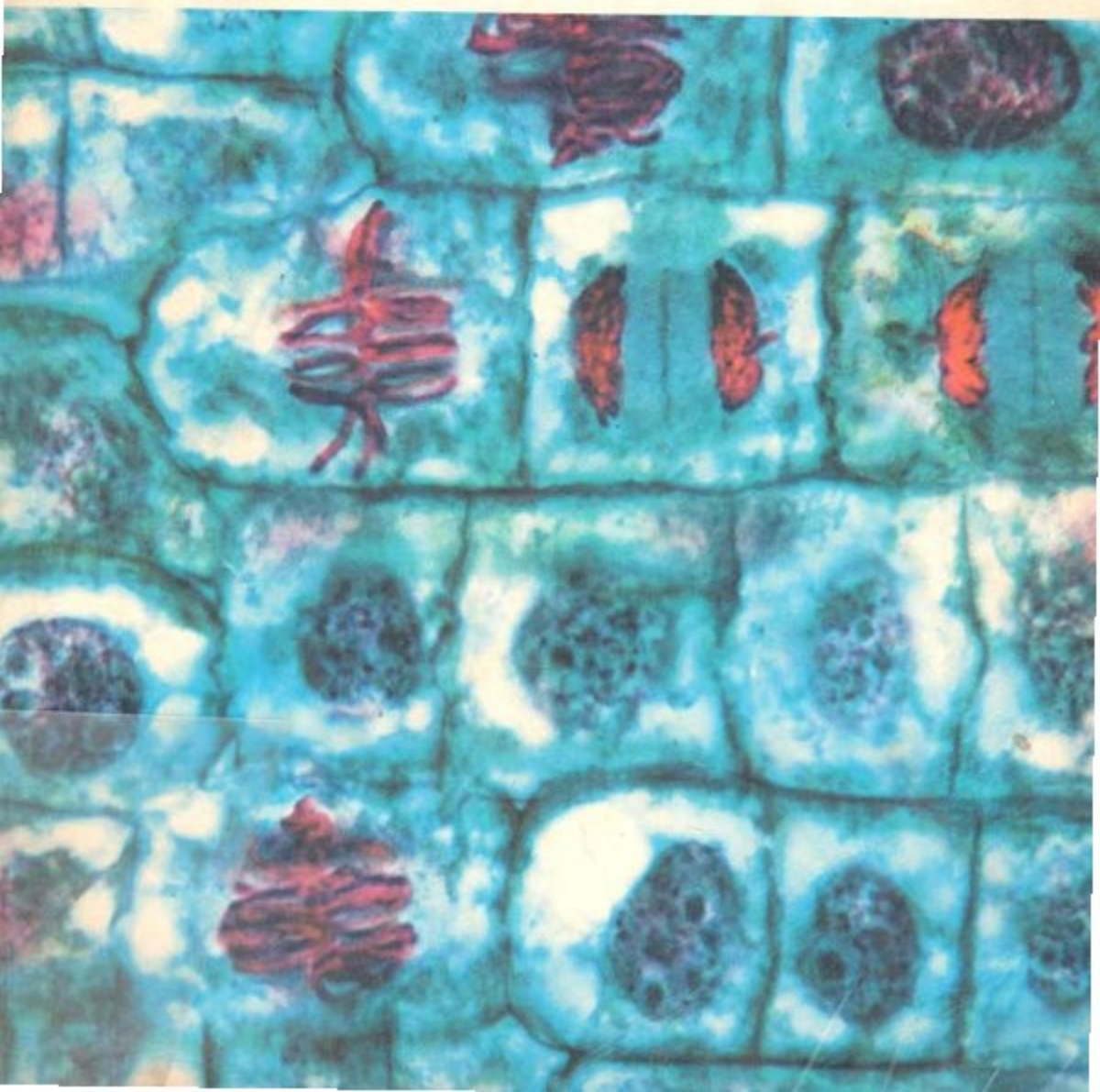
BIOLOGIA
e investigación científica

Jeffrey J.W. Baker • Garland E. Allen
Jaime F. George C. • Ina Sheila Figueroa de Uphoff



BIOLOGIA
E INVESTIGACION CIENTIFICA

Traducción de:

Dr. Jaime F. George C.
Jefe, Departamento de Biología y Microbiología
Pontificia Universidad Javeriana
Bogotá, Colombia
y

Profesora Ina Sheila Figueroa de Uphoff
Departamento de Ciencias Biológicas
Facultad de Estudios Generales
Universidad de Puerto Rico, Río Piedras

Con la colaboración del:

Departamento de Biología y Química
Instituto Pedagógico de Caracas

FONDO EDUCATIVO INTERAMERICANO, S. A.

BIOLOGIA
E INVESTIGACION CIENTIFICA

Jeffrey J. W. Baker
Profesor Adjunto al Departamento de Ciencias
Biológicas
Universidad de Puerto Rico, Río Piedras

Garland E. Allen
Departamento de Biología
Universidad de Washington
St. Louis, Missouri

BOGOTA • CALI • MEXICO • PANAMA • SAN JUAN • SANTIAGO • SÃO PAULO

Versión en castellano de la obra inglesa titulada *The Study of Biology* por Jeffrey J. W. Baker y Garland E. Allen, edición de 1967, publicada por Addison-Wesley Publishing Company, Reading, Mass., EE. UU. Esta edición en castellano es la única autorizada.

Nota del Editor: Gran número de las ilustraciones en este texto ha sido adaptado del libro por John W. Kimball, *Biology*, publicado por Addison-Wesley en 1965.

Ilustración en la cardtula: Mitosis en la extremidad de la raíz de la cebolla. (Cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago, Ill.)

© 1970 por **FONDO EDUCATIVO INTERAMERICANO, S. A.**
Todos los derechos han sido reservados. Ni este libro ni parte de él pueden ser reproducidos en forma alguna sin el permiso escrito de su editor. Printed in the United States of America. Impreso en los Estados Unidos de América. Tarjeta del catálogo de la Biblioteca del Congreso de los EE. UU.: 70-123318.

Versión en castellano de la obra inglesa titulada *The Study of Biology* por Jeffrey J. W. Baker y Garland E. Allen, edición de 1967, publicada por Addison-Wesley Publishing Company, Reading, Mass., EE. UU. Esta edición en castellano es la única autorizada.

Nota del Editor: Gran número de las ilustraciones en este texto ha sido adaptado del libro por John W. Kimball, *Biology*, publicado por Addison-Wesley en 1965.

Ilustración en la carátula: Mitosis en la extremidad de la raíz de la cebolla. (Cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago, Ill.)

© 1970 por **FONDO EDUCATIVO INTERAMERICANO, S. A.**
Todos los derechos han sido reservados. Ni este libro ni parte de él pueden ser reproducidos en forma alguna sin el permiso escrito de su editor. Printed in the United States of America. Impreso en los Estados Unidos de América. Tarjeta del catálogo de la Biblioteca del Congreso de los EE. UU.: 70-123318.

A Bárbara y Susana

PROLOGO

En los últimos años tanto en el nivel secundario como en el universitario, ha ocurrido un movimiento de las técnicas en la enseñanza de la Biología —movimiento que refleja, quizás, la magnitud del cambio operado en el campo científico de la investigación biológica. A objeto de reflejar dichos avances en la Biología molecular, por ejemplo, los libros de texto y los cursos han modificado la materia de estudio. De una enseñanza eminentemente descriptiva se ha pasado a una de tipo experimental.

Muy pocos biólogos podrían negar que los cambios en su disciplina y modos de ver el objeto de su enseñanza constituyen un verdadero mejoramiento. Empero hay cierto aspecto en esta revolución biológica que parece haber recibido menor atención que la que le corresponde; la inclusión de la nueva información ha sido muy prominente especialmente al nivel introductorio, desatendiendo, así, el análisis del razonamiento mediante el cual la mencionada información fue obtenida. La inclusión tanto de los experimentos que proporcionaron el conocimiento como del conocimiento mismo es muy meritorio en un texto introductorio. No obstante, a menudo se encuentran estudiantes que leen la descripción de un experiemento sin llegar a comprender la hipótesis que el experimento está probando, y otras veces, hasta la misma hipótesis.

El propósito primordial de este libro es corregir tal deficiencia. Los profesores e instructores que deseen usarlo en sus cursos podrán obtener una mayor compresión de su filosofía mediante una rápida lectura del capítulo tercero. En su totalidad el libro está basado en nuestra convicción de que aunque no hay un solo método científico, hay, sin embargo, *un patrón fundamental de lógica deductiva en cada experiemento científico* lo cual debe ser repetido continuamente al estudiante. Al hojear el libro éste revelerá, algunas veces, cierta tendencia a la separación de la

hipótesis de su predicción o sus predicciones, otras veces, se notará que para evitar la monotonía se acentúa un formato deductivo en el material del texto en sí. En ambos casos el objetivo es: contribuir a que el estudiante comprenda qué predicciones se derivan de la aceptación tentativa de una hipótesis y cuál de esas predicciones, una observación o experiemento intenta verificar o refutar.

Al enfocar los aspectos deductivo y experiemental de los conceptos biológicos se ha hecho uso del material histórico. Siempre que ha sido posible hemos presentado la información de que disponían los investigadores (como Mendel, Bayliss y Starling, por ejemplo) cuando plantearon la solución de los problemas, su conocimiento al diseñar el experiemento —o las preguntas que hacían— así como hemos tratado de mostrar el desarrollo de las diversas hipótesis y el formato deductivo implícito en el resultado final. Dicho énfasis tiene como finalidad demostrar que la amplia variedad de los problemas biológicos involucra la existencia de un formato lógico. De esta manera se espera que el estudiante pueda desarrollar un entendimiento de cómo analizar los resultados obtenidos en la investigación científica.

Esta tentativa, según los autores de este libro, presenta algunas desventajas. La mayor entre ellas es que toma mucho más espacio analizar las bases lógicas de un experiemento que describirlo. Por ello, los que escriben se enfrentaron con dos alternativas: escribir un texto muy largo semejante al Viejo y Nuevo Testamento, o eliminar ciertos tópicos. Sin hacerle honor a la pereza, decidimos optar por la segunda alternativa. Los devotos de la Fisiología animal sufrirán cierto desaliento al descubrir que el libro contiene muy poco acerca de la fisiología del ojo o del oído; lo mismo sentirán los aficionados de la evolución humana en relación a su centro de interés. Sin embargo, los estudiantes se hallarán mejor preparados para la manipulación de material suplementario sobre los tópicos omitidos en virtud de la exposición de los temas incluidos y de la menera cómo han sido presentados en este libro.

Nos asiste la esperanza de que los instructores conseguirán hacer comprender a sus estudiantes que el hecho de descomponer un experimento en su formato deductivo lógico no es el método para reconstruir el proceso del pensamiento que originalmente estuvo presente en tal investigación; llegar a alcanzarlo es extremadamente dudoso. Algo muy negativo dentro del nuevo corriculum en ciencias es que el estudiante se cree la idea de ser ya un investigador cuando apenas está comenzando a realizar los ejercicios de la investigación orientada. Esta es sólo la etapa del descubrimiento del patrón lógico, fundamento de la investigación original que le da validez científica. Descubrir la armazón deductiva básica en los experiementos del organizador de Spemann es muy fácil. Aún así, cuando se lee la descripción que él hace de sus experimentos en aquel momento a uno le parece que el mismo Spemann no supo la manera precisa de razonamiento que lo condujo al descubrimiento.

Una palabra más en relación a la dicotomía entre «contenido» y «proceso» que frecuentemente se propone en las discusiones de curricula en Biología. Para nosotros tal distinción es artificial —*el proceso científico no tendría ningún significado si no hubiese un contenido científico.* A través del libro, esperamos hacer claro que no existen afirmaciones irrebatibles. Para formarse una idea contraria a la común

y popular que existe sobre la ciencia, el estudiante de Biología debe entender qué afirmaciones los biólogos hacen sobre el universo (el «contenido») y cómo dichas afirmaciones son apoyadas a través de la investigación (el «proceso»).

Debido a que nuestro mayor énfasis ha sido sobre los principios y las ideas, la terminología científica se ha reducido a un mínimum; no obstante, se ha introducido siempre que ha sido necesario. Lo mismo ha ocurrido con respecto al material descriptivo como en referencia a la mitosis o a la anatomía del sistema digestivo. En tales casos no hay razón para convertirlos en ejercicios experimentales; históricamente éste no ha sido su desarrollo. Mas a pesar del desinterés actual, la Biología descriptiva ha sido y continúa siendo un aspecto muy importante dentro del campo.

Y, finalmente, hemos intentado explicar, además, el significado de la «verdad» científica, las limitaciones de la ciencia y la importancia de la investigación básica, a fin de beneficiar no sólo a los que se especializan en este gran campo, sino aquellos estudiantes que no tomarán cursos posteriores en la materia. Ni aun el lego más inteligente podría familiarizarse con una pequeña porción de la investigación científica; él puede, sin embargo, llegar a alcanzar una idea general sobre la naturaleza de la ciencia y, de este modo, estar mejor capacitado para tomar decisiones dentro de sus ramificaciones políticas y sociológicas.

Washington, D.C. J. J. W. B.
Cambridge, Massachusetts G.E.A.

CONTENIDO

1 Las características de los seres vivos
Introducción *1* Organización específica *3* Metabolismo y excreción *4* Movimiento y respuestas *6* Crecimiento *7* Reproducción *8* Diferenciación *9* Adaptación *10* Conclusión *11*

2 Las grandes generalizaciones en la Biología
Introducción *13* El concepto de célula *13* El concepto de gene *16* La teoría de la mutación *18* La continuidad del plasma germinal *19* Evolución y selección natural *20* Interrelaciones ecológicas *22* La base molecular de la Biología *23* Mecanicismo y vitalismo *24* Conclusión *25*

3 La naturaleza y lógica de la ciencia
Introducción *27* El «Método científico» *28* La lógica inductiva *34* La aplicación de la lógica: estudio de un caso *38* Las limitaciones de la ciencia *43* Conclusión *46*

4 Probando hipótesis y predicciones
Introducción *49* Los experimentos de Eijkman *49* El papel del azar y de «Ensayo y Error» en el descubrimiento científico *54* La historia de un caso de experimentación científica *56* Conclusión *62*

5 El análisis y la interpretación de datos
Introducción *66* Sistema de referencia en datos biológicos *66*

Las curvas normales y el análisis de distribuciones *69* De las tablas a la gráfica *71* Correlaciones *76* Interpolación y extrapolación *77*
Puntos generalizadores en una gráfica *79* La curva sigmoide *80*
Transformaciones escalares *81* Conclusión *85*

6 Células y tejidos
Introducción *90* Instrumentos y técnicas *91* El plan general de las células *95*
El citoplasma *98* El núcleo *102* ¿Cómo sabemos estas cosas? *102*
La función del núcleo *103* El tamaño de la célula *109* La membrana celular: un estudio de su función *110* Osmosis y presión osmótica *114*
Tejidos vegetales *117* Tejidos animales *121* Conclusión *126*

7 Metabolismo celular
Introducción *131* Materia y energía *132* Clases de moléculas en los sistemas vivientes *134* El ATP y el valor de la energía en la célula *139*
Respiración anaeróbica y aeróbica *141* Glicólisis *143* El ciclo de Krebs o el ciclo del ácido cítrico *145* Captura de energía: el sistema transportador de electrones *146* Producción de energía en la respiración anaeróbica y aeróbica *149* Como se estudian los sistemas bioquímicos *151*
El ciclo de Krebs como centro de actividad metabólica *153* Conclusión *154*

8 Fotosíntesis
Introducción *159* Algunas notas preparatorias *159* El problema *161*
Otro hecho se suma *162* Los químicos entran en escena *164*
Ingenhousz vislumbra la luz *167* Un nuevo problema para resolver *169*
La solución del problema *174* Fotosíntesis: la visión moderna *176*
Las reacciones de oscuridad *181* Las reacciones luminosas *183*
La eficiencia de la fotosíntesis *188* Conclusión *189*

9 La dinámica de la estructura y función de las plantas
Introducción *195* Organización general de las plantas que dan flores *196*
Sistemas radicales *198* Estructura interna de la raíz *198*
Estructura del tallo *200* Estructura externa e interna de la hoja *203*
Translocación: el movimiento de materiales a través de la planta *205*
Translocación: movimiento a través del xilema *209*
Translocación: movimiento a lo largo del floema *212*
Hormonas y la respuesta de las plantas: las auxinas *214*
Las hormonas y la respuesta de la planta: la giberelinas *219*
Fotoperiodicidad: la respuesta de las plantas a la duración del día *220*
Conclusión *222*

10 Fisiología animal I: la ingestión de alimentos y sus transformaciones
Introducción *226* Digestión *226* La digestión: técnicas de estudio *230*
Un caso de abertura y cierre *235* Hambre y sed *236* La absorción *238*
Eliminación *240* El transporte de materiales: circulación *241*

El latido del corazón *243* Intercambio respiratorio *246*
El control de la respiración *248* Respiración: ¿una base química? *249*
Intercambio de gases en los pulmones *251* Gases respiratorios en la sangre *252*
Presión y tensión parciales *253* Excreción *256* Los riñones *258*
El proceso de filtración *260* Reabsorción: el paso final *261* Conclusión *263*

11 Fisiología animal II: movimiento y coordinación
Introducción *269* Los nervios y los músculos: potencial electroquímico *270*
La esructura del tejido muscular *271* Contracción muscular:
el enfoque bioquímico *273* Contracción muscular: el enfoque biofísico *276*
Movimientos de los vertebrados: la relación entre el músculo y el hueso *280*
La naturaleza del impulso nervioso *282*
Conexiones de neurona a neurona: la sinapsis *292*
Las uniones neuromusculares *295* El sistema nervioso *296* El arco reflejo *301*
El sistema nervioso autónomo *303* El sistema de control químico *306*
Conclusión *310*

12 Autorregulación: el principio de homeóstasis
Introducción *316* Una analogía de la mecánica de la autorregulación *317*
Un sistema de control biológico simple: regulación de la temperatura *318*
Control fisiológico a un nivel superior: velocidad de la respiración *321*
Un sistema homeostático que relaciona muchos órganos: la regulación del azúcar en la sangre *323* Mecanismos bioquímicos de control *325*
Conclusión *326*

13 La reproducción celular
Introducción *329* División celular: algunos problemas de estudio *329*
Mitosis *330* Mitosis: algunos problemas *334* La división reduccional:
meiosis *337* Conclusión *341*

14 Genética I: de las matemáticas a Mendel
Introducción *344* Genética: algunas bases matemáticas *345*
Expansión binomial *348* Genética mendeliana *355* Dos pares de genes *362*
Desarrollo binomial y genética mendeliana *367* Conclusión *369*

15 Genética II: de Mendel a las moléculas
Introducción *373* Ligamiento *373* Ligamientos rotos *376*
Construcción de mapas *377* Aberraciones cromosómicas *379*
Genética: la era de la mosca de la fruta *380*
Epistasis *383* En busca del gene *385* Evidencia viral y otras evidencias *387*
Estructura del gene *389* Probando el modelo *394* Función del gene *397*
El código genético y las mutaciones *401* El gene *407* Conclusión *409*

16 Biología del desarrollo
Introducción *414* Los antecedentes *415* Un nuevo enfoque *416*
Algunas teorías importantes en Embriología *418*
La energía para el desarrollo *420* El comienzo del desarrollo *421*
Primeras etapas del desarrollo *423*
La evolución del desarrollo *427* Embriología experimental *429*
Regeneración *435* Los genes y el desarrollo *444*
El control de la síntesis de enzimas *446* Malformaciones congénitas *447*
Conclusión *449*

17 Taxonomía: la clasificación de los organismos vivientes
Introducción *453* El desarrollo de los esquemas taxonómicos *454*
El sistema de nomenclatura binomial *457* El problema de la definición de especie *460* Algunas técnicas modernas para abordar la taxomía *463*
Diagramas taxonómicos *466* La taxonomía y el proceso de la ciencia *467*
Conclusión *468*

18 Relaciones ecológicas: competencia por energía
Introducción *471* Nichos ecológicos, habitats (o habitaciones) y ecosistema *472* La cadena alimenticia *476*
La utilización cíclica de materiales *478*
El crecimiento y la regulación de las poblaciones *483*
Ecología y evolución *488* Conclusión *491*

19 El proceso de la evolución
Introducción *497* Evidencia para la evolución *497*
Selección natural Darwiniana *502* El concepto de población en evolución *507*
Selección natural y cambios en la frecuencia de los genes *509*
Selección sexual *511* El papel del aislamiento en el origen de las especies *513*
Migración y genética a la deriva *516* Radiación adaptativa: oportunidad evolucionaria y explotación *517* Adaptación y sobrevivencia *522*
Conclusión *524*

20 El origen de la vida
Introducción *529* La idea de generación espontánea *529*
El origen de la vida por quimiosíntesis *532* El virus y el origen de la vida *539*
La escala del tiempo geológico y el origen de la vida *542*
Conclusión *544*

21 La evolución de las plantas
Introducción *548* Los primeros autotrofos *548*
La evolución de las verdaderas células vegetales: flagelados verdes y algas

verdes *555* La primera invasión de la tierra: helechos *560*
La segunda invasión de la tierra: las briofitas *565*
Evolución de las primeras plantas con semillas: las gimnospermas *567*
La evolución de las angiospermas *570* Conclusión *572*

22 **La evolución de los animales**
Introducción *577* El papel de la evolución *578*
Evolución: una hipótesis de trabajo *580*
El problema de las relaciones filogenéticas *586*
Relaciones filogenéticas en los invertebrados *589*
«Razón de ser» *593* Conclusión *594*

Apéndices
1 Conversión de escalas de temperatura *599*
2 Cálculo de la variancia de una muestra de datos *601*
3 Tabla de aminoácidos *603*
4 Muestra de una clave para árboles, utilizando los frutos *607*
5 Un diagrama taxonómico de los reinos vegetal y animal *610*

Glosario *621*

Indice *653*

CAPITULO 1

LAS CARACTERISTICAS DE LOS SERES VIVOS

1-1 INTRODUCCION

Si una gota de mercurio se pone sobre el cristal de un reloj con una pequeña cantidad de ácido nítrico diluído y un cristal de dicromato de potasio, puede observarse un fenómeno muy interesante. Mientras el dicromato de potasio se disuelve, la gota de mercurio comienza a moverse sobre el vidrio del reloj en diferentes direcciones. Este fenómeno se asemeja al «movimiento amiboideo», el tipo de movimiento que exhibe el animal unicelular conocido como *amiba*. La *amiba* se mueve proyectando parte de su masa en prolongaciones parecidas a brazos o *pseudópodos* *.

En contraste con la *amiba,* el mercurio no es un sistema vivo. La *amiba*, además de moverse por su propia conveniencia, puede llevar a cabo una variedad de actividades distintas. Puede tomar partículas alimenticias añadiéndolas a su masa celular, convertir estas partículas en substancias utilizables, deshacerse de sustancias de desecho y reproducirse. El sistema mercurial no puede llevar a cabo ninguna de estas actividades. No obstante, por la manera como se mueve podría utilizarse como *modelo* de organismo vivo; o sea, lleva a cabo una función que normalmente se asocia únicamente con lo que tiene vida. Este hecho hace que el biólogo se formule algunas preguntas sobre cuáles son exactamente las carac-

* La explicación del comportamiento del mercurio es la siguiente: la tensión superficial de la gota de mercurio es muy alta. El dicromato de potasio en ácido nítrico actúa químicamente sobre la superficie del mercurio, disminuyendo la tensión superficial del mercurio en el punto de reacción. El mercurio que está dentro de la gota fluye hacia afuera en estos puntos. Estas reacciones ocurren al azar sobre la superficie de la gota, produciendo pseudópodos temporales.

terísticas que definen lo que es la vida. Parece raro que el biólogo tenga dificultad en decidir qué cosa está viva y cuál no lo está. Vamos a examinar entonces, cuáles son las razones de esta dificultad.

La biología moderna se basa en la suposición de que las funciones de los sistemas vivos pueden ser explicadas en términos de procesos físicos y químicos. El organismo vivo, por lo tanto, se considera como un sistema químico altamente complejo y bien organizado. Pero al reducir el estudio de la vida al estudio de reacciones químicas individuales, inevitablemente surge una pregunta: ¿Dónde termina lo que hace vivo a un organismo y dónde comienza lo que no lo hace? O, haciendo la pregunta de otra manera: ¿Cuándo un conjunto de moléculas deja de ser solamente una mezcla química y se convierte en un organismo vivo?

FIG. 1-1. Fotomicrografía electrónica de un virus del tipo T2. Este tipo de virus, que ataca bacterias, se le llama *bacteriófago*. (Tomado de *J. Mol. Biol.* 1 (1959), 281-292. Cortesía de S. Brenner, R. W. Horne, Academic Press, Inc. Amplificación × 335.000.)

Este problema puede ilustrarse examinando parte de la información conocida acerca de los virus. Un **virus** es una pequeña partícula compuesta de dos tipos de substancias: proteínas y ácidos nucleicos. El ácido nucleico lleva programada la información para producir más virus; la proteína forma una cubierta alrededor del ácido (Fig. 1-1). Los virus invaden células vivas, tales como las bacterias o células de organismos más complejos. Una vez dentro de la célula, el virus se reproduce usando la maquinaria metabólica de la célula. A menudo esto destruye a la célula invadida. No obstante, el virus no puede reproducirse fuera de la célula viva, aun cuando se le suministren las substancias orgánicas necesarias. Es decir, el virus aparentemente puede reproducirse cuando sólo puede utilizar la maquinaria química de una célula viviente. Sin embargo, los virus pueden cristalizarse, ponerse en botellas y almacenarse por muchos años. Cuando los cristales vuelven a suspenderse en una solución acuosa, éstos son capaces de infectar células lo mismo que antes. En vista de estas características, muchos biólogos han encontrado que es imposible la clasificación de los virus como vivos o como no vivos. En su lugar, los clasifican en una categoría indefinida entre lo «vivo» y lo «no vivo».

La existencia de esta región indefinida tiene implicaciones muy importantes en el intento de llegar a una definición de lo que es vivo. Indica que una definición

significativa y que incluya todos los aspectos de lo que es vida es virtualmente imposible. De hecho, la investigación en los campos de la Bioquímica y la Biofísica durante los últimos veinticinco años lleva a la conclusión de que no hay una línea definida que distinga entre lo vivo y lo no vivo y que sería mejor si los sistemas vivientes se consideraran una clase de organización especial de los mismos elementos que se encuentran en el resto del universo.

En todo caso, el biólogo ha encontrado que es mucho más fructífero *caracterizar* los seres vivos (es decir, describir sus cualidades esenciales) que tratar de definir lo que es vida. Es más significativo, finalmente, describir los virus, su belleza estructural y cómo su composición química afecta a las células invadidas, que argüir si son vivos o no.

En la siguiente descripción de los seres vivos, incluiremos solamente las características que pueden medirse directa o indirectamente. Sobre esta base, podemos decir que la mayoría de los seres vivos se caracterizan por:

1) tener una organización química y estructural específica,
2) poder usar materiales de su ambiente para proveer energía y elementos estructurales para sus actividades celulares (metabolismo),
3) poder eliminar ciertos productos de su metabolismo (excreción),
4) habilidad para producir réplicas de sí mismos (reproducción),
5) poder para responder a estímulos del ambiente (sensorialidad),
6) habilidad para moverse de alguna manera, y
7) habilidad para adaptarse a una variedad de cambios en el medio externo (adaptación).

No todos los organismos conocidos poseen cada una de estas características de manera que pueden ser reconocidos de inmediato. No obstante, podríamos decir que estas características se aplican a la mayoría de los organismos con los cuales el biólogo trabaja.

1-2 ORGANIZACION ESPECIFICA

Generalmente, los organismos vivientes exhiben tamaño, forma y composición física y química definidos. Los objetos no vivientes, como las rocas, no tienen un patrón fijo de tamaño y forma. Es cierto que los cristales exhiben patrones definidos de forma y tamaño. Sin embargo, se considera mucho mayor el *nivel* de complejidad de los virus más simples o el de las bacterias que el del cristal más complejo. Comparados con los que no tienen vida, los organismos vivos tienden a ostentar un alto grado de organización.

La organización que exhiben los seres vivos puede verse desde varios niveles. Uno de los más bajos es el nivel molecular. Las moléculas que componen los seres vivos son grupos de átomos organizados. Los grupos de moléculas pueden organizarse en **células** y las células de un mismo tipo se pueden organizar en **tejidos.** Por ejemplo, las células musculares se unen para formar el tejido muscular. Tejidos de uno o más tipos pueden unirse para formar **órganos,** como por ejemplo el

hígado, el riñón o el ojo. Varios órganos se pueden combinar para formar un **sistema,** como el digestivo, el excretorio o el visual; varios sistemas, trabajando juntos de una manera integrada, forman el organismo viviente. De este modo, podemos visualizar la organización de un animal o planta, extendiéndose desde el nivel atómico y molecular hasta el organismo entero. Los animales unicelulares, claro está, carecen de los niveles intermediarios de tejidos, órganos y sistemas. Sin embargo, en el nivel molecular, son en verdad altamente organizados.

Los organismos más grandes requieren una organización de partes que es proporcionalmente mayor que aquella requerida por organismos pequeños. Pueden necesitar, por ejemplo, coordinación nerviosa y muscular, mecanismos sensoriales, mecanismos de control químico, etc. La destrucción de un pequeño órgano o su incapacidad para trabajar apropiadamente, puede causar una desorganización completa en todo el organismo. En términos de sistemas vivientes, los vocablos desorganización y muerte son a menudo sinónimos.

1-3 METABOLISMO Y EXCRECION

Vida sin energía es una contradicción de términos. Se llama **metabolismo** a la suma total de los procesos químicos envueltos en la liberación y utilización de energía dentro de la célula viviente. Los procesos metabólicos de los seres vivos son responsables del crecimiento, mantenimiento y reparación del organismo. El término «metabolismo» puede referirse a las actividades químicas de una sola célula o a la suma total de tales actividades en todo organismo.

El intercambio de energía que implica el metabolismo tiene que ver con el rompimiento o estructuración de los enlaces químicos. Los enlaces químicos representan el potencial de energía que mantiene los átomos juntos en una molécula. Para formar muchos de estos enlaces químicos se necesita energía; cuando estos enlaces se rompen, como en el metabolismo de las substancias alimenticias, se libera energía que puede usarse para encauzar otras reacciones que necesitan energía para comenzar. Aunque hay cientos de reacciones metabólicas diferentes, que ocurren en una sola célula, todas éstas pueden agruparse en tres categorías principales: A las que envuelven el rompimiento de moléculas más grandes en moléculas pequeñas, se les llama **procesos de degradación.** A aquéllas que envuelven la unión de pequeñas moléculas para formar moléculas más grandes, se les conoce como **procesos de síntesis;** a las que contienen la transformación de una molécula en otra de igual nivel de complejidad, se les llama **procesos de transformación.**

La degradación —el rompimiento de moléculas grandes en pequeñas— puede liberar energía utilizable en muchas de las actividades del organismo. En un momento u otro, prácticamente todas las moléculas del organismo sufren degradación, aunque cada una lo sufra a diferente velocidad. La construcción de moléculas de proteínas en la célula viva, comenzando con unidades simples, es un ejemplo de un proceso de síntesis. La formación de proteínas exige un gasto de energía proveniente de la reserva energética de la célula. Esta energía se usa para

formar los enlaces químicos que mantienen juntos los diferentes componentes proteicos. Las células pueden ser consideradas como una fábrica metabólica en constante actividad, rompiendo y construyendo toda clase de moléculas. Aun en aquellos tejidos aparentemente inactivos como los huesos, estos procesos ocurren mientras el tejido está vivo.

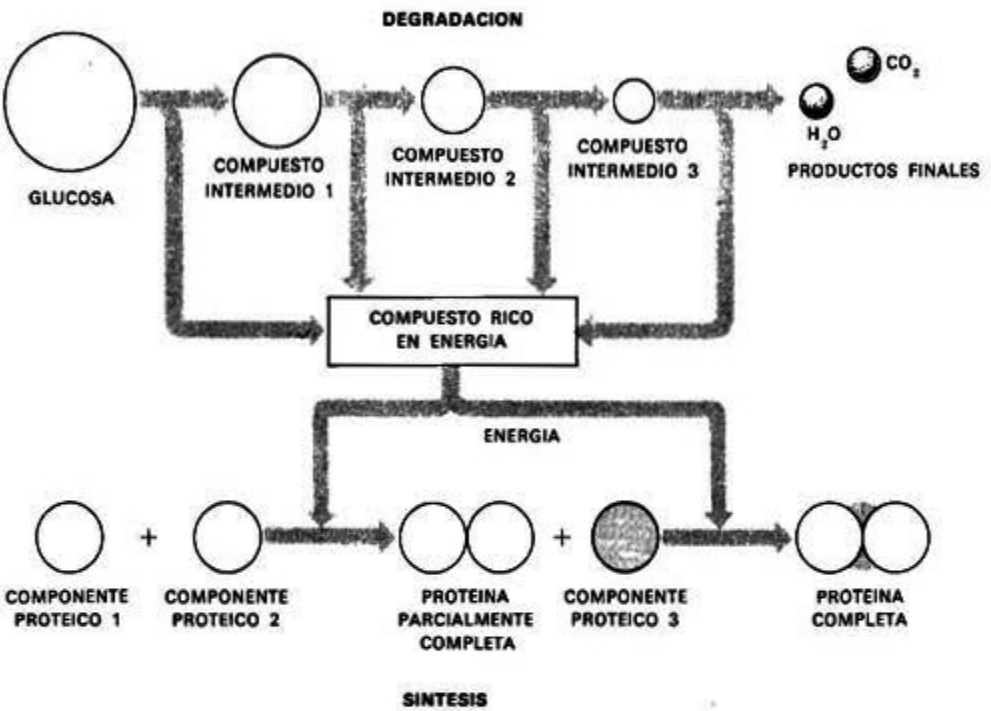


FIG. 1-2. Representación esquemática de la relación entre síntesis y degradación. El desdoblamiento de glucosa implica una serie de procesos de degradación. La energía que se libera de tales reacciones se almacena en un «compuesto rico en energía» y consecuentemente se utiliza en la formación de los enlaces que se necesitan para la acumulación de proteína.

Ciertas reacciones de degradación producen la energía necesaria para los procesos de síntesis que ocurren en los sistemas vivos. Por ejemplo, el desdoblamiento de los azúcares en la respiración celular libera la energía requerida para los procesos de síntesis tales como el de la formación de proteínas. Uno de los eslabones más importantes en esta cadena metabólica es el mecanismo de conservación o capturación de la energía. Las células poseen ciertas vías por las cuales la energía que se libera en los procesos de degradación de moléculas de combustión puede transferirse a moléculas de almacenamiento en la célula. De este modo, la energía está disponible para el uso posterior en la síntesis de compuestos. La relación energética entre estos procesos puede apreciarse en la Fig. 1-2.

La **excreción** es otra de las características de los procesos vitales. Excreción significa expulsión de los productos de desecho que resultan de los procesos metabólicos dentro de la célula. Entre los desperdicios metabólicos se encuentran substancias como agua, bióxido de carbono, amoníaco o urea. En organismos

unicelulares, la excreción comprende el paso de estas substancias desde dentro de la célula hasta el medio exterior que las rodea. En organismo multicelulares, el proceso es más complejo. Las sustancias de desecho de células individuales debe ser llevado hacia afuera a través de un medio líquido, el llamado **fluido extracelular.** La mayoría de los organismos multicelulares también poseen órganos especiales, como los riñones en los mamíferos, que extraen los desperdicios del fluido extracelular (en este caso, la sangre) mientras éste pasa por estos órganos. La eliminación de los desperdicios metabólicos es esencial para el funcionamiento normal del organismo. Si se permitiera que los productos de desecho metabólico se acumularán hasta cierto nivel, éstos podrían ser tóxicos para el organismo. Debido a esto se considera que una falla en el riñón humano es peligrosa y quizás fatal.

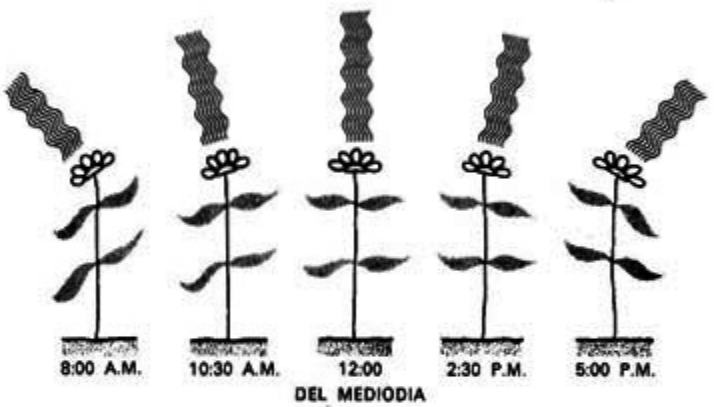


FIG. 1-3. Movimientos lentos del tallo y de las hojas del girasol durante el transcurso del día. Respondiendo a la posición del sol las superficies de las hojas de la planta se benefician de la exposición máxima a la luz.

1-4 MOVIMIENTO Y RESPUESTAS

El **movimiento** es una de las características más evidentes de los organismos vivos. Aunque la mayor parte de las plantas y algunos animales parecen llevar una vida estacionaria, todos exhiben movimiento en una u otra forma. Por ejemplo, las plantas generalmente muestran movimiento durante el transcurso del día, siguiendo al sol según su posición en el espacio (ver la Fig. 1-3). Tales movimientos son particularmente característicos del girasol, pero pueden ser observados hasta cierto punto en todas las plantas superiores. Otras plantas como las insectívoras *(Venus's Flytrap)* son capaces de moverse rápidamente. Algunas de las hojas de esta planta están especialmente adaptadas para atrapar los insectos que son atraídos a su superficie. Las hojas están diseñadas de tal modo que en el preciso instante en que el insecto toca la superficie, con tan sólo tocar tres vellos sensoriales en la hoja, las dos mitades de la hoja se cierran atrapando al insecto dentro de ella. El hecho de que estas trampas puedan apresar los insectos es un índice de la rapidez con que se llevan a cabo los movimientos de cierre. Existen otros tipos de movimiento que son comunes aun entre las plantas unicelulares. Por ejemplo, muchas de las algas unicelulares que se encuentran en estanques, ríos y océanos despliegan movimientos parecidos a aquellos movimientos rítmicos que se efectúan al nadar.

Queda claramente demostrado que el movimiento existe en las plantas aunque en mucho menor grado que en los animales.

Los animales superiores se mueven debido a la **contracción muscular.** El tejido muscular es un tejido especialmente modificado para contraerse cuando se estimula. Al contraerse, el músculo se acorta, causando una fuerza que hala. Como los músculos están unidos a las partes movibles del cuerpo, es posible un número de movimientos diferentes.

Otra característica de los organismos vivos es la de responder a los **estímulos** del ambiente. Cualquier cambio químico o físico en el medio constituye un **estímulo** que trae consigo una respuesta o un cambio en el comportamiento por parte del organismo. El poder de respuestas tiene gran importancia para el organismo vivo, pues le permite dirigirse hacia las fuentes de alimentos y evitar lo que le ocasione algún daño en el ambiente. Las respuestas de los organismos inferiores a los diversos estímulos son a menudo mucho más simples que las de los animales superiores. No obstante, aun los organismos unicelulares más simples son capaces de responder a un gran número de estímulos.

La respuesta de un organismo a un estímulo dado es a menudo muy específica. Los perros, por ejemplo, tienen un sentido del olfato muy agudo. Un perro que olfatea la comida responde aumentando su salivación, mientras que si olfatea a un conejo responde siguiendo el camino que lo lleva a él. Al oler a una persona que no le es familiar responde enseñando sus colmillos y erizando el pelo de la región dorsal del cuello. En todos estos casos el estímulo fue el olor; pero las diferencias de naturaleza de estos olores específicos produjeron respuestas claramente diferentes.

Los organismos generalmente exhiben dos tipos de respuestas al estímulo: las **innatas** y las **aprendidas.** Las respuestas innatas son aquéllas que se heredan, como en el caso de las arañas el instinto de hilar para producir la tela de araña. Una araña que se desarrolle desde la etapa del huevo hasta su estado adulto, completamente aislada de otras arañas, es capaz de hilar una telaraña perfecta al primer intento, con la forma y el diseño idénticos al hilado por su propia especie. Por el contrario, el comportamiento aprendido es el producto del contacto repetido con un estímulo. El organismo rápidamente cambia su comportamiento para responder a este estímulo en una forma determinada. La investigación en este campo durante los últimos doce años ha demostrado que casi todos los animales tienen la capacidad de aprender a responder a ciertos estímulos.

1-5 CRECIMIENTO

Todos los organismos aumentan de tamaño durante sus vidas. A este fenómeno se le llama **crecimiento.** Los animales, en general, tienen períodos de crecimiento limitados, que terminan cuando el adulto adquiere cierto tamaño característico. No obstante, muchas plantas y algunos animales (como las esponjas) continúan creciendo a través de todas sus vidas.

El crecimiento es el resultado de un aumento en las moléculas estructurales a tal velocidad, que sobrepasa la velocidad con que se destruyen. En otras palabras,

durante los períodos de crecimiento, los procesos de síntesis ocurren en mayor grado que los procesos de degradación. Los organismos unicelulares crecen aumentando el tamaño de su única célula. El crecimiento de un organismo multicelular es el resultado de un aumento en el tamaño individual de las células, un aumento en el número de células, o ambos.

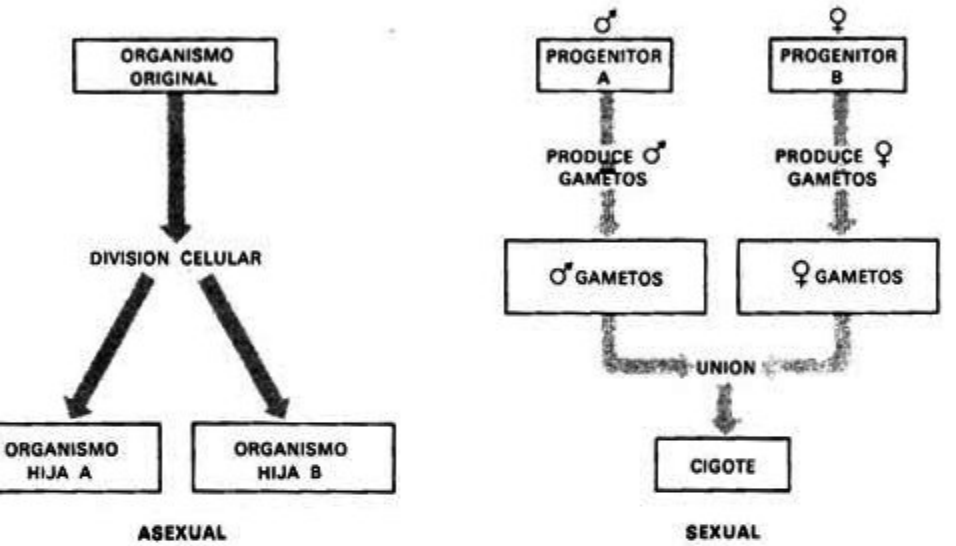


FIG. 1-4. Diagrama esquemático que ilustra la diferencia básica entre la reproducción sexual y la asexual. Los símbolos ♂ y ♀ representan los sexos masculino y femenino, respectivamente.

1-6 REPRODUCCION

Una de las características más universalmente reconocida de los seres vivos es la reproducción. La reproducción en casi todas las plantas y animales es **sexual** o **asexual.** El ejemplo más común de la reproducción asexual es la **división celular** o **fisión.** Durante la división celular, una sola célula se divide en dos células hijas, cada una exactamente igual a la célula original. Aunque la reproducción asexual es más común en los animales y las plantas unicelulares, no se limita exclusivamente a ellos, ya que las células del organismo complejo llevan a cabo el proceso de división celular en algún momento durante el transcurso de su existencia.

La reproducción sexual es el producto de la **unión** de dos células llamadas **gametos.** En la mayoría de los casos, los gametos pueden distinguirse como femeninos o masculinos. El gameto masculino (llamado **espermatozoide)** se une con el gameto femenino (llamado **óvulo)** mediante un proceso llamado **fertilización** y esto conduce a la formación de un **cigote** unicelular. El cigote, mediante divisiones celulares repetidas, se desarrolla en un organismo multicelular completo (ver la Fig. 1-4).

1-7 DIFERENCIACION

Durante el crecimiento de un organismo multicelular desde la etapa del cigote, las células adquieren diferentes formas y funciones como resultado de cambios que no son solamente estructurales sino también bioquímicos. De tal manera que de un mismo cigote surgen células que son tan distintas en todos sus detalles, como lo son una célula muscular y una nerviosa. Estos cambios, que ocurren después de la fertilización y durante el crecimiento, se conocen como proceso de **diferenciación.**

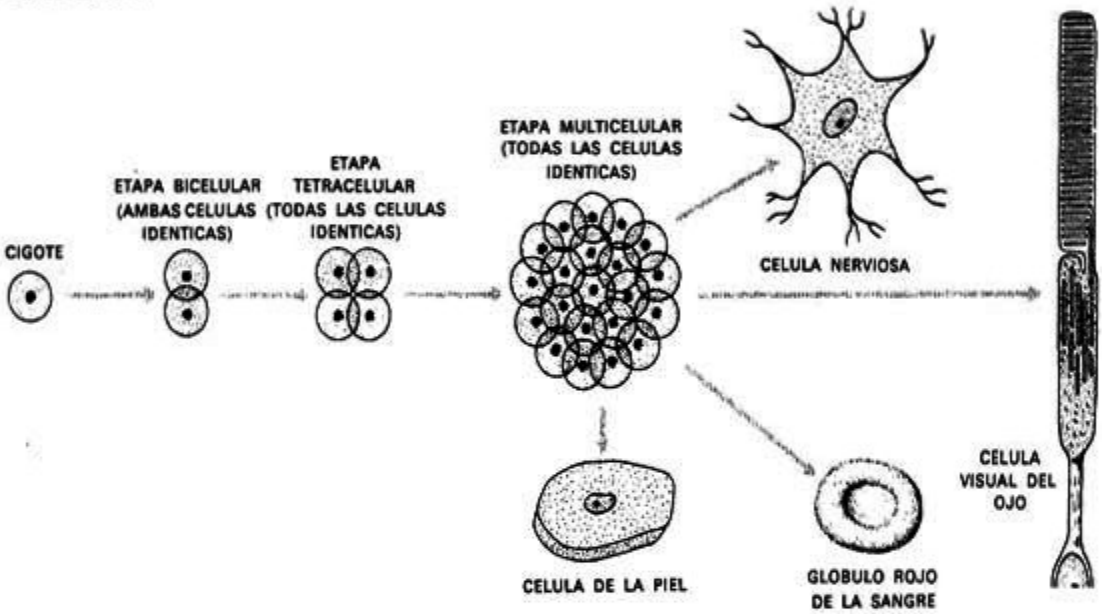


FIG. 1-5. Representación diagramática de diferenciación. En cierto estado, durante el crecimiento de un organismo desde cigote hasta adulto, las células se diferencian unas de otras tanto en estructura como en composición química. Comenzando con células similares, la diferenciación produce células tan distintas como son las células nerviosas, células de la piel, células visuales y glóbulos rojos de la sangre. (Los cuatro tipos de células no han sido dibujados a escala).

El proceso de diferenciación es una etapa necesaria en la **especialización** de las células (ver la Fig. 1-5). Un organismo unicelular tiene que llevar a cabo todas sus actividades vitales y no puede abandonar una función importante para realizar otra más simple. En el organismo multicelular, la especialización no es tan sólo posible sino claramente ventajosa. Por ejemplo, si cierta célula está especializada en llevar mensajes de una parte a otra del organismo (células nerviosas), mientras que otras se especializan en producir movimientos de contracción (células musculares), se logra conseguir un mayor grado de coordinación. El organismo puede, entonces, responder a estímulos más complejos y así aumentar sus posibilidades de sobrevivir.

Al especializarse, las células pierden su habilidad de vivir independientemente. Una célula nerviosa no puede subsistir fuera del cuerpo del animal, excepto en condiciones de laboratorio altamente controladas. Como la célula nerviosa se es-

pecializa en llevar mensajes, otras células deben especializarse en el transporte de oxígeno a las células nerviosas, mientras que otras sacan sus productos de desecho. Debido a estas relaciones complejas entre las células, los organismos alcanzan gran eficiencia y un alto grado de coordinación que no sería posible si no fuera por la diferenciación celular.

El estudio del proceso de diferenciación es uno de los campos más importantes y estimulantes de la biología moderna. Las investigaciones actuales están encaminadas a comprender la química de la diferenciación. ¿Cómo, por ejemplo, se les indica a las células embrionarias el desarrollarse en una dirección y no en otra? Las contestaciones a las preguntas de diferenciación celular pueden resultar de importancia crucial en áreas de la medicina tales como la investigación del cáncer, ya que en algunos casos, por lo menos, el cáncer parece implicar la *dediferenciación* de células. Esto quiere decir que en algunos casos la célula afectada regresa a su estado embrionario, perdiendo de esta manera su estructura y su especialización química. Así, de acuerdo con el comportamiento embrionario típico, se dividen aceleradamente consumiendo grandes cantidades de energía, la cual sustraen de la energía que necesitan otras células. Además, debido a esta dediferenciación, las células cancerosas no pueden llevar a cabo las funciones que realizaban anteriormente para el organismo. Para poder determinar cómo puede tratarse el tejido canceroso es necesario entender antes cómo ocurre el proceso de diferenciación celular. Conociendo esto sería posible entender cómo ocurre el proceso de dediferenciación y bajo qué condiciones.

1-8 ADAPTACION

La habilidad que tiene una planta o un animal para adaptarse a su ambiente es la característica que lo ayuda a sobrevivir los cambios con que se enfrenta constantemente. **Adaptación** es cualquier cambio en la estructura, fisiología o hábitos de comportamiento que le permiten a un organismo lidiar más efectivamente con su ambiente (es decir, valerse de los recursos en su ambiente de tal manera que aumenten sus posibilidades de sobrevivir). La adaptación efectiva le permite al organismo vivir más y dejar mayor progenie.

Biológicamente hablando, el término «adaptación» puede utilizarse en dos sentidos diferentes. Por una parte, se puede decir que un organismo individual se adapta a condiciones específicas durante su vida. Un árbol crecerá muy alto y derecho si está a cubierto de la luz solar por otros árboles a su alrededor. O puede crecer torcido y doblado en dirección de una abertura, como respuesta a la luz. Un animal que se lleva de una zona templada a la zona ártica puede desarrollar una cubierta de pelo extra-espesa. La sequía o la escasez de alimento en un área pueden causar que los organismos emigren a otra área. Todos estos ejemplos ilustran las adaptaciones específicas exhibidas por organismos individuales durante el curso de su vida. Tales adaptaciones son *temporales; no* se transmiten a la generación siguiente.

El término «adaptación» también se utiliza para referirse a cambios permanentes que ocurren en determinadas especies a través de muchas generaciones.

Entre los mamíferos, por ejemplo, algunos están adaptados para vivir en tierra (el hombre, el caballo, el perro), otros están adaptados para una existencia completamente acuática (el delfín, la ballena), otros están adaptados para vivir en árboles (ardillas, monos). Cada forma está especializada para vivir en determinado ambiente. Este tipo de adaptación se alcanza de una manera muy diferente a la adaptación individual; es decir, se hereda de un organismo a otro dentro de una especie. Tales adaptaciones se desarrollan de mutaciones que ocurren al azar y por acción de la selección natural.

1-9 CONCLUSION

En este capítulo hemos discutido algunas de las características más sobresalientes de la vida. Pero una caracterización *no* es una definición. Una definición implica la precisión de los límites de un objeto, de un proceso o de una idea. Una definición, por lo tanto, demuestra lo que algo es, excluyendo otras posibilidades. Nosotros hemos visto cuán difícil es hacer esto cuando hablamos de «vida». Caracterizar, sin embargo, quiere decir describir las peculiaridades de algo. Al caracterizar lo que es vida hemos visto algunas de sus cualidades más importantes. Nosotros no hemos intentado definir lo que es vida porque, después de todo, el definir no incumbe particularmente al trabajo del biólogo. El biólogo está más interesado en describir cómo realiza el organismo ciertas tareas, cómo se enfrenta a los diferentes aspectos de su ambiente y cómo esta clase de organismo ha cambiado en su existencia a través del tiempo. El biólogo estudia estos problemas porque él cree que puede hallar la solución. Por otra parte, definir lo que es vida, representa un problema de semántica que ni el biólogo ni nadie podrá posiblemente resolver.

EJERCICIOS

1. ¿Por qué es tan difícil llegar a una definición adecuada de lo que es vida?
2. ¿Cómo ha contribuído el estudio de los virus a resolver el problema de definir lo que es vida?
3. ¿Cómo se relacionan los procesos de síntesis y degradación en el metabolismo de un organismo?
4. ¿Qué es sensorialidad en un organismo? ¿Cómo se relaciona la respuesta de un organismo con el estímulo?
5. ¿Cuáles son los dos grandes patrones de crecimiento en un organismo multicelular?
6. Describa el ciclo más común de reproducción en organismos del sexo masculino y femenino usando, como ejemplo, un animal superior o una planta que produce flores.
7. ¿Qué es diferenciación? ¿Qué ventaja le proporciona a un organismo el poseer tejidos diferenciados?
8. Se ha dicho que el problema de diferenciación es una de las áreas de investigación más importantes en la biología y la medicina moderna. Dé las razones por las cuales este campo de investigación es tan importante.
9. Distinga entre tejido, órgano y sistema en un organismo multicelular.
10. ¿Cuáles son los dos tipos de adaptación? ¿Cómo difieren uno del otro?

LECTURAS SUGERIDAS

SCHRÖDINGER, E., *What is Life? And Other Scientific Essays* (New York: Anchor, 1956). Este libro, escrito por un ganador del Premio Nobel, examina una interpretación mecanicista de la vida. Schrödinger, un físico, está particularmente interesado en aplicar su conocimiento del átomo a problemas de envergadura biológica. No es un libro fácil, pero esta serie de ensayos producen gran satisfacción a aquéllos que la siguen desde el principio hasta el fin.

VON BERTALANFFY, L., *Problems os Life: An evaluation of Modern Biological and Scientific Thought* (New York: Harper Torchbooks, 1960). Este libro sostiene la tesis de que la biología se basa en la física y la química, los recursos necesarios para entender la vida. El autor, un biólogo muy reconocido, demuestra cómo se usan estos recursos al estudiar un organismo vivo.

CAPITULO 2

LAS GRANDES GENERALIZACIONES EN LA BIOLOGIA

2-1 INTRODUCCION

Las generalizaciones son aquellas explicaciones que relacionan entre sí algunos datos específicos y aislados. La afirmación de que «todos los gatos tienen cuatro patas» es una generalización porque expresa algo sobre un conjunto de seres que se llaman gatos y relacionan un dato específico como «el gato blanco tiene cuatro patas» con otro específico como «este gato gris tiene cuatro patas». Las generalizaciones son muy importantes en nuestro pensar cuotidiano, y son, igualmente importantes para la ciencia. Las generalizaciones amplian y unifican la experiencia. También permiten a la persona ir más allá del hecho específico (por ejemplo, de que un gato dado tenga cuatro patas) y a la vez predecir aspectos de la experiencia con los que la persona aún no ha entrado en contacto directo. En resumen, las generalizaciones tienen dos funciones importantes: (1) Relacionan diferentes aspectos de la experiencia para que las personas encuentren una forma de organizar sus ideas, y (2) proporcionan una base para formular predicciones.

En la Biología existen varias generalizaciones de gran importancia y aunque cada una de éstas se discutirá en detalle en partes subsiguientes del libro, es de gran utilidad presentar ahora un amplio esquema.

2-2 EL CONCEPTO DE CELULA

La célula es la unidad básica de la vida. La importancia de considerar a los organismos desde el punto de vista celular, puede resumirse en los conceptos del fisiólogo alemán del siglo XIX, Max Verworn:

«El estudio de todas las funciones del organismo tarde o temprano nos lleva a la célula. El problema de la palpitación del corazón y el de la contracción muscular, radican en la célula

muscular misma; en la célula glandular radican las causas de la secreción; en las células que recubren internamente el tubo digestivo, radica el problema de la absorción del alimento; y los secretos de la mente yacen escondidos en la célula del ganglio (nervio)».

¿Qué es una célula? Como vimos en el Capítulo 1, las células existen en diferentes formas. Hay células nerviosas, células musculares, células digestivas, células de la piel, células óseas, células visuales y muchas más. Aunque diferentes en muchos aspectos, casi todas las células tienen similitudes fundamentales. En la Fig. 2-1 puede observarse el diagrama simplificado de una célula que muestra sólo algunas de las partes esenciales. Este diagrama muestra cómo la célula posee una membrana limitante exterior, la **membrana celular** o **plasmática.** Dentro de la embrana se encuentran el **núcleo** y el **citoplasma.** El citoplasma es un medio acuoso en el cual se hallan suspendidas diversidad de moléculas y estructuras más grandes, llamadas **organelos** *(-elo* = diminuto, es decir, «órgano diminuto»). El núcleo, rodeado por su propia membrana limitante, contiene ácido nucleico, al cual se le considera responsable de la trasmisión de la información genética.

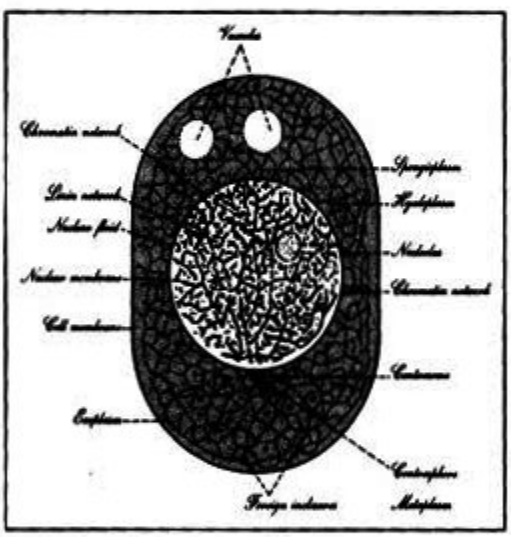


FIG. 2-1. Los textos de Biología de 1920 contienen diagramas de células «típicas» como la que aparece a la izquierda. Tales dibujos se basaron en la anatomía de la célula que revelaba el microscopio de luz.

El «concepto de célula», tal como se considera hoy, puede resumirse en las cuatro proposiciones siguientes:

1) *En principio, todos los organismos vivos están compuestos de células.* Esta generalización comprende desde un organismo unicelular simple tal como la amiba, o una bacteria, hasta las formas complejas multicelulares tales como un árbol o un hombre. Las células son, por lo tanto, las unidades estructurales básicas que forman los organismos.

2) *En las células tienen lugar las reacciones metabólicas de un organismo.* Aun en una forma compleja como en la del hombre, todas las reacciones metabólicas ocurren en las células individuales. Por ejemplo, el proceso químico que proporciona la energía para la contracción de una célula muscular ocurre dentro de la célula muscular misma.

3) *Las células provienen tan sólo de otras células preexistentes.* No existe la generación espontánea en células. Un organismo multicelular crece cuando sus células individuales se duplican. Por medio de un proceso de división celular especial, algunos organismos producen gametos, los cuales son capaces de generar un nuevo organismo completo. En la teoría celular moderna es fundamental la idea de que las células sólo pueden originarse de células preexistentes.

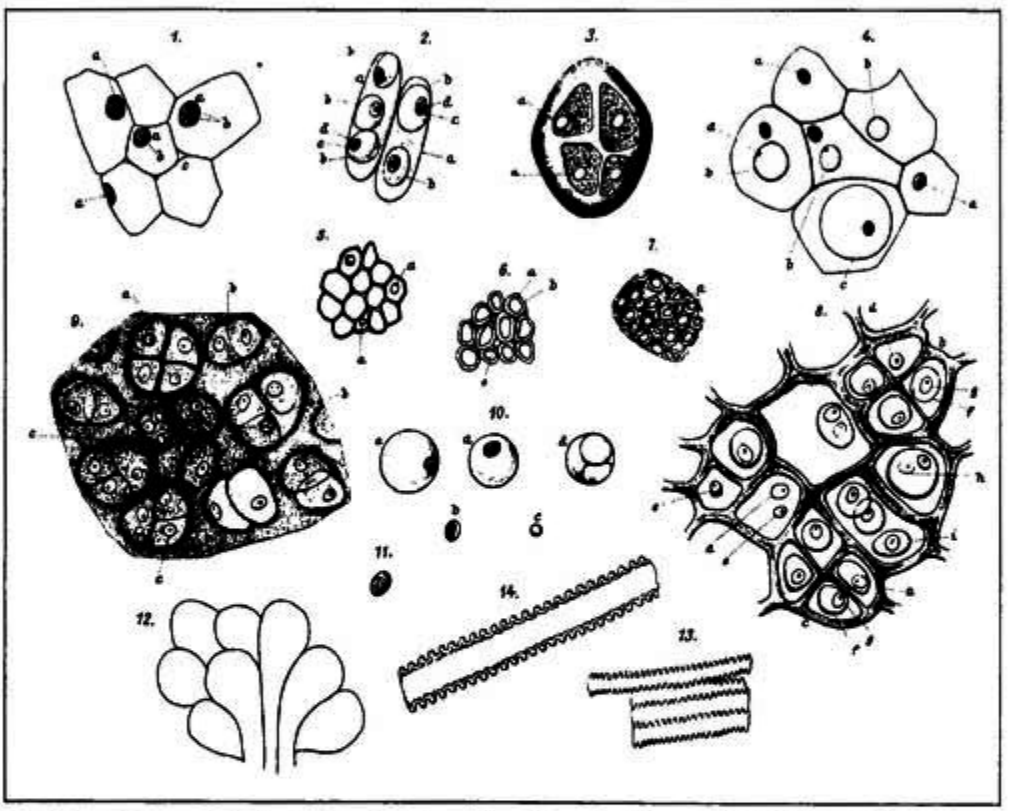


FIG. 2-2. Dibujos tomados de *Las investigaciones microscópicas* de Schwann (1839). Este trabajo muestra que ya para mediados del siglo XIX se conocían gran cantidad de detalles sobre la estructura de la célula.

4) *Las células contienen el material hereditario* (**cromatina**) a través del cual las características específicas pasan de una célula madre a una célula hija. El material hereditario contiene la «clave» que asegura la continuidad de especies de una generación celular a la próxima.

El concepto moderno de célula (algunas veces llamado teoría celular) no es el producto del trabajo de un solo hombre. Las células fueron primeramente vistas y descritas por algunos de los microscopistas de los comienzos del siglo XVII. La *Micrografía* (1665) de Robert Hooke contiene algunos de los primeros dibujos nítidos de células vegetales, basados en las observaciones de algunas secciones finas de corcho *. Hooke utilizó el término «célula» para referirse a estas estructuras

* El término «corcho» se refiere a la corteza o cubierta exterior de cualquier planta leñosa. El corcho que se usa para tapar botellas se obtiene del árbol de alcornoque, que crece especialmente en España.

regulares, parecidas a cajas pequeñas. El hecho de que todos los organismos vivientes se componen de células no fue reconocido sino hasta el siglo XIX. La generalización más importante acerca de la naturaleza celular de los organismos vivientes fue hecha por dos biólogos alemanes, Matthias Schleiden y Theodor Schwann, en 1838 y 1839. Schleiden, botánico, y Schwann, zoólogo, estudiaron muchos tipos de tejidos en sus campos respectivos. Ambos llegaron a la conclusión de que la célula es la unidad estructural básica de todos los organismos vivientes. En la Fig. 2-2 pueden verse algunos de los diagramas de varias células animales hechos por Schwann. En esta forma, Schleiden y Schwann contribuyeron a la primera de las proposiciones enumeradas anteriormente. La segunda y tercera proposiciones fueron añadidas por el patólogo y también estadista Rudolf Virchow (1821-1902). En su trabajo *Patología celular* (1858), Virchow consideró la célula como la unidad básica metabólica y estructural. En ese mismo trabajo subrayó la continuidad de los organismos vivos con la proposición siguiente: «omnis cellula e cellula» «todas las células provienen de otras células (preexistentes)». Las dos últimas proposiciones en el concepto moderno de célula, son adiciones más recientes.

2-3 EL CONCEPTO DE GENE

Existen dos ideas básicas sobre la forma en que se determinan las características de los descendientes de cualesquiera dos organismos progenitores. Un punto de vista afirma que los hijos exhiben una mezcla, o término medio, de todas las características de cada progenitor. Esta teoría era sostenida por mucha gente en el siglo XIX. Implica que aquellas características como el color del pelo, el tamaño de los los huesos o el color de las flores, son una mezcla de las características paternales. Por ejemplo, en el cruce entre una planta de flores rojas y una de flores blancas, es de esperarse que se produzca una primera generación de plantas con flores color de rosa. La observación indica que así es como sucede. Esta idea de la **herencia mezclada** se asemeja al proceso de mezclar dos pinturas de colores diferentes en un balde. Los organismos resultantes exhiben características intermedias entre las dos características paternas.

La teoría de la mezcla hereditaria explicaba muy bien el proceso hereditario en muchos organismos como las plantas de dondiego del día. Pero había algunas situaciones que no podían explicarse. Por ejemplo, si varias plantas de dondiego del día, color de rosa, de la primera generación se cruzaban, la segunda generación exhibía flores rojas, color de rosa y blancas en una proporción de 1:2:1. La teoría de la herencia mezclada no podía explicar la reaparición de las características roja y blanca. Aquí era el punto donde fallaba la analogía con la mezcla de las pinturas. Por lo tanto, había necesidad de alguna explicación que aclarara la reaparición de las formas ancestrales intactas escondidas durante una o más generaciones.

La aclaración del enigma vino con el concepto de la **herencia específica** o de la proporción definida. Hubo varias teorías sobre la herencia específica en la última parte del siglo XIX, pero después de 1900 únicamente una de éstas, la propuesta en 1865 por el monje austríaco Gregorio Mendel, resultó de alcance

práctico para entender los procesos hereditarios en un gran número de organismos diferentes. Todas las teorías de la herencia específica sostienen que los organismos paternos trasmiten unidades definidas o partículas, cada una de las cuales determina cierta característica en los hijos (color de la flor, color del pelo, tamaño de los huesos, etc.). El concepto mendeliano sostiene que los hijos heredan dos partículas para cada característica, una partícula de cada progenitor. Si las dos partículas son diferentes en cuanto a la característica (es decir, una determina flores rojas y la otra flores blancas) pueden conseguirse dos resultados posibles. En el caso de las dondiego del día, ambas partículas (que hoy llamaríamos **genes**) muestran sus efectos. Por ello, los hijos se encuentran en el punto medio entre los dos padres y resulta en una verdadera mezcla para esa característica. Una situación diferente se observa en el caso del color de los ojos en los seres humanos, donde no ocurre mezcla alguna. Si padres de ojos azules y ojos pardos tienen niños, todos tendrán probablemente ojos pardos. Sin embargo, algunas veces padres de ojos pardos tienen niños de ojos azules, pero si los padres tienen ojos azules nunca tendrán hijos de ojos pardos. De acuerdo con la teoría mendeliana, el gene de ojos pardos es **dominante** sobre el gene de ojos azules. El gene para ojos azules se dice que es **recesivo** al gene de ojos pardos. De tal manera que una persona de ojos azules posee únicamente genes para ojos azules. Una persona de ojos pardos puede tener dos genes para ojos pardos, o un gene para pardos y un gene para azules. Como el gene para ojos pardos eclipsa el efecto del gene para ojos azules, éste no se manifiesta en la apariencia del organismo. Pero, al igual que en la segunda generación de las dondiego del día, el gene para ojos azules puede reaparecer en generaciones subsiguientes, aparentemente sin haberle afectado su asociación con el gene dominante para ojos pardos.

El concepto mendeliano de la herencia puede explicar satisfactoriamente estos patrones de la herencia, mientras que la teoría de la mezcla hereditaria resulta totalmente inadecuada. De acuerdo con el esquema mendeliano, los genes para cada característica permanecen inalterados durante su asociación con otros genes. Por lo tanto, al igual que en el caso del dondiego del día, el gene para la «flor roja» permanece inalterable al existir unido el gene para la «flor blanca» en la primera generación. Cuando estos organismos se cruzan, algunos de los descendientes de la segunda generación obtienen dos genes «rojos» (producción de flores rojas únicamente), otros obtienen genes «rojos» y «blancos» (produciendo flores color de rosa) y aún otra parte de la progenie obtiene únicamente genes «blancos» (produciendo flores blancas solamente). De modo que, aunque la progenie de la primera generación no produjo flores blancas ni rojas, al aparearse los genes adecuadamente en la segunda generación produjeron de nuevo las características paternas originales.

El concepto mendeliano no sólo ofrece una explicación más completa de la herencia que la idea de la herencia como una mera mezcla, sino que también presenta los medios para poder predecir con bastante exactitud los resultados de cruces entre un gran número de tipos paternos. Por estas razones, la teoría de Mendel ganó gran aceptación entre los biólogos del siglo xx. Básicamente esta teoría ha sido ampliada por medio de los trabajos modernos de la Biología molecular, la que constituye la esencia del concepto moderno de herencia.

Al aceptar la teoría de la herencia específica se plantean muchas interrogantes tales como: ¿Cuál es la verdadera naturaleza de los genes? ¿Cómo se trasmiten estas unidades a la próxima generación? ¿Cómo puede un gene determinar fisiológicamente una característica dada? ¿Cómo surgen las variaciones en los organismos? Estas y muchas otras preguntas constituyeron un incentivo para las grandes investigaciones genéticas de este siglo. En la pasada década se han alcanzado grandes adelantos que aclaran la acción y trasmisión del material genético. Muchos de estos temas serán discutidos en subsiguientes capítulos de este libro.

2-4 LA TEORIA DE LA MUTACION

Uno de los aspectos más importantes de la teoría moderna de la herencia es que ella explica cómo los organismos pueden producir ejemplares casi perfectos de sí mismos. Sin embargo, a veces se observa la aparición de variaciones en la progenie. Es decir, se observa lo que parece ser un error en el proceso por el cual el gene se duplica a sí mismo, al pasar de una generación a otra. Si no puede demostrarse que tales errores surgen de acuerdo con las reglas de la herencia mendeliana, se les conoce como **mutaciones.** Las mutaciones se deben a cambios en la clave hereditaria que incluye el gene mismo. Tales cambios se manifiestan generalmente como diferencias en la estructura física o química del organismo. La condición conocida como ala rudimentaria en la mosca de las frutas es el resultado de la mutación de un gene para tamaño normal del ala. Las moscas que tienen este gene mutante poseen alas muy cortas, no funcionales (ver la Fig. 2-3). La mayor parte de las mutaciones sólo producen cambios tan leves en los organismos que únicamente un experto puede percatarse de su presencia. Ocasionalmente, claro está, como en el caso del ala rudimentaria, aparecen mutaciones que son obviamente reconocidas.

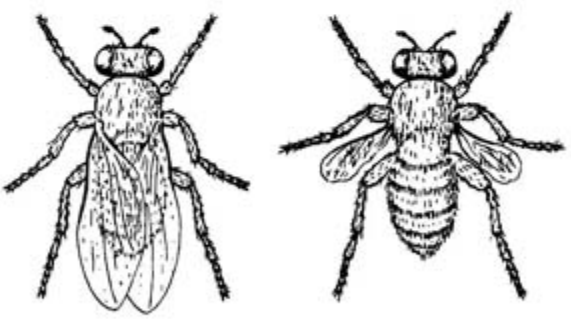


FIG. 2-3. La mosca de las frutas *Drosophila melanogaster.* El dibujo a la izquierda muestra un individuo normal o salvaje. A la derecha puede verse la forma mutante, con alas rudimentarias. Nótese las alas cortas y encogidas de la mutante.

Una vez que aparecen las mutaciones, éstas generalmente se trasmiten a las generaciones subsiguientes. Es decir, un gene mutante se reproduce con facilidad hasta que muta nuevamente. Los biólogos no saben exactamente qué es lo que causa la aparición de las mutaciones bajo condiciones normales de vida. No obstante, hay varios medios experimentales para acelerar la incidencia con que aparecen las mutaciones. La exposición o rayos X o a compuestos químicos, como el gas de mostaza, son muy eficaces para lograr su aparición. Tales experimentos indican que las mutaciones surgen al azar. Aunque es posible aumentar la incidencia de

las mutaciones surgen al azar. Aunque es posible aumentar la incidencia de las mutaciones, no es posible todavía hacer que un gene específico mute simplemente exponiéndolo a los métodos experimentales antes mencionados.

2-5 LA CONTINUIDAD DEL PLASMA GERMINAL

El biólogo alemán August Weismann formuló en 1889 la teoría de la «continuidad del plasma germinal». En esta teoría, Weismann postuló que desde la primera división del huevo fertilizado «se separan» ciertas células para convertirse en el tejido reproductivo o tejido formador de los gametos del organismo que se está desarrollando. A estas células les dio el nombre de células germinales o **plasma germinal.** Las otras células se convierten en células somáticas o **somatoplasma** (células musculares, células nerviosas, células de la piel, etc.). El plasma germinal se consideraba como diferente al somatoplasma desde el comienzo del desarrollo embrionario. El plasma germinal de los hijos proviene directamente del plasma germinal de los padres.

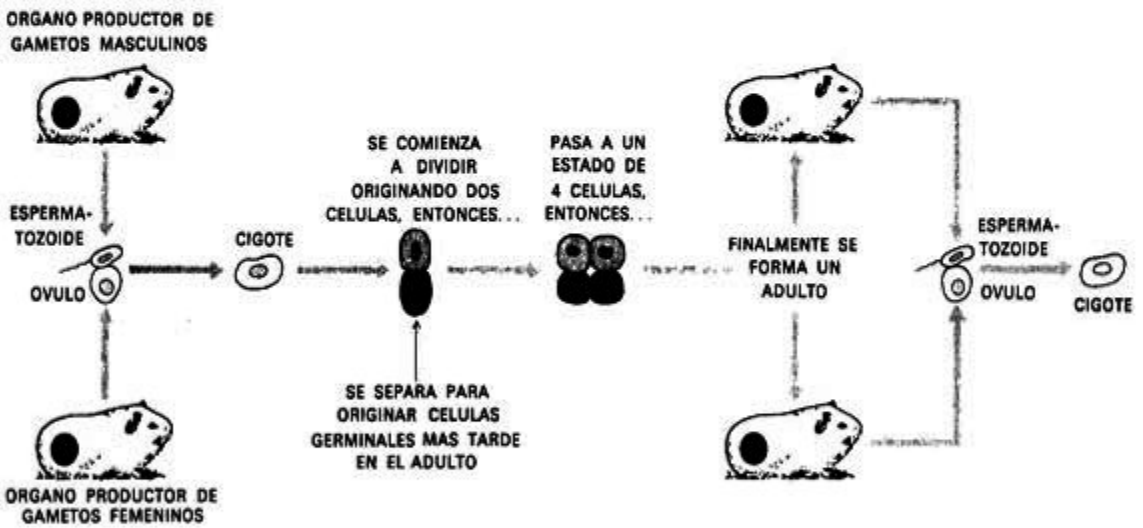


FIG. 2-4. El concepto de Weismann sobre la continuidad del plasma germinal. Nótese que desde la primera división del cigote se separan ciertas células para convertirse en plasma germinal que más tarde formará espermatozoides o huevos.

La teoría de Weismann proporciona una forma de interpretar la herencia de diversas características. Presenta una continuidad no interrumpida entre el plasma germinal del padre y el plasma germinal de los hijos. Las células somáticas pueden considerarse como el agente encargado de trasmitir y mantener el plasma germinal. El concepto de Weismann amplió el concepto de continuidad que Virchow vio (la continuidad de una generación *celular* a la siguiente) al incluir generaciones de organismos completos (ver la Fig. 2-4). Debe tenerse en cuenta que la generalización de Weismann se limita únicamente al mundo animal. La separación

del plasma germinal y el somático no se observa en el desarrollo embrionario de las plantas.

El trabajo de Weismann indica que en los animales, por lo menos, *las características adquiridas no se heredan*. Unicamente pueden trasmitirse a los hijos aquellos cambios que afectan el material genético en el plasma germinal. Así, por ejemplo, cualquier mutación que ocurra en los genes de las células de la piel no afectará a los hijos de ese individuo. Sin embargo, las mutaciones en la clave genética del tejido que forma los gametos sí pasarían a la próxima generación.

2-6 EVOLUCION Y SELECCION NATURAL

El concepto de la evolución y los medios por los cuales ésta ha tenido lugar es probablemente la generalización más importante de la biología moderna. Nuestra teoría moderna sobre la evolución de las plantas y los animales comprende dos ideas conceptual e históricamente diferentes. Una de las ideas es la de la evolución misma, el concepto de que muchas de las especies de plantas y animales que existen actualmente descendieron mediante modificaciones de especies diferentes que existieron anteriormente. La otra idea comprende una consideración más teórica sobre la selección natural, el mecanismo por el cual ocurre este desarrollo.

La teoría de la evolución representa un intento de explicar la gran diversidad de especies animales y vegetales existentes. La teoría moderna de la evolución sostiene que grupos de organismos cambian en el curso del tiempo geológico. Las especies que viven hoy han descendido, por medio de modificaciones, de especies que existieron hace millones de años. Las modificaciones que ocurren de una generación a otra son generalmente muy pequeñas. Una vez que estas modificaciones ocurren por primera vez, pasan a generaciones sucesivas, a menos que sean sustituidas por otras variaciones. Después de miles o millones de años, la acumulación de estas pequeñas modificaciones produce animales o plantas bastante diferentes de sus antecesores remotos.

La teoría de la selección natural describe el *mecanismo* por el cual puede ocurrir la evolución. El concepto de la selección natural se asocia con el nombre de Charles Darwin (1809-1882), ya que, principalmente a través del trabajo de Darwin, la idea de la selección natural quedó firmemente establecida como una generalización biológica de gran importancia.

La idea de la selección natural como el mecanismo en que se apoya la evolución se basa en varias ideas que pueden ser expresadas como axiomas.

1) Entre miembros de una especie dada ocurren diferencias hereditarias. Algunas de estas variaciones aumentan las posibilidades de sobrevivir, mientras que otras las diminuyen.

2) En vista de la cantidad limitada de alimento y de territorio nacen más organismos que los que pueden sobrevivir.

3) La limitación existente de aquellas cosas que suplen las necesidades básicas de la vida trae la *competencia* entre los individuos. La competencia es más severa entre individuos de una misma clase, porque sus necesidades son idénticas o casi idénticas.

4) Aquellos organismos que resultan aventajados en la competencia tienen más oportunidades de reproducirse.

5) La unidad básica de la evolución es la población procreadora. Es decir, un grupo de organismos de la misma clase (de la misma especie) son capaces de entrecruzarse. Por ejemplo, un grupo de liebres que habitan un mismo territorio forman una población procreadora.

Estos son los ingredientes en el proceso de selección natural. ¿Cómo pueden ellos producir la evolución? Nótese que aquellos individuos cuyas variaciones hereditarias le hacen posible obtener más alimentos y mejores condiciones de vida sobreviven más tiempo y se reproducen más. Por lo tanto, trasmiten sus genes a un porcentaje mayor de individuos de la próxima generación, que aquellos organismos menos aventajados. A través de muchas generaciones, las características genéticas de la población cambiarán, favoreciendo aquellas variaciones más ventajosas. Los individuos de la población gradualmente se tornarán mucho mejor adaptados a su medio ambiente.

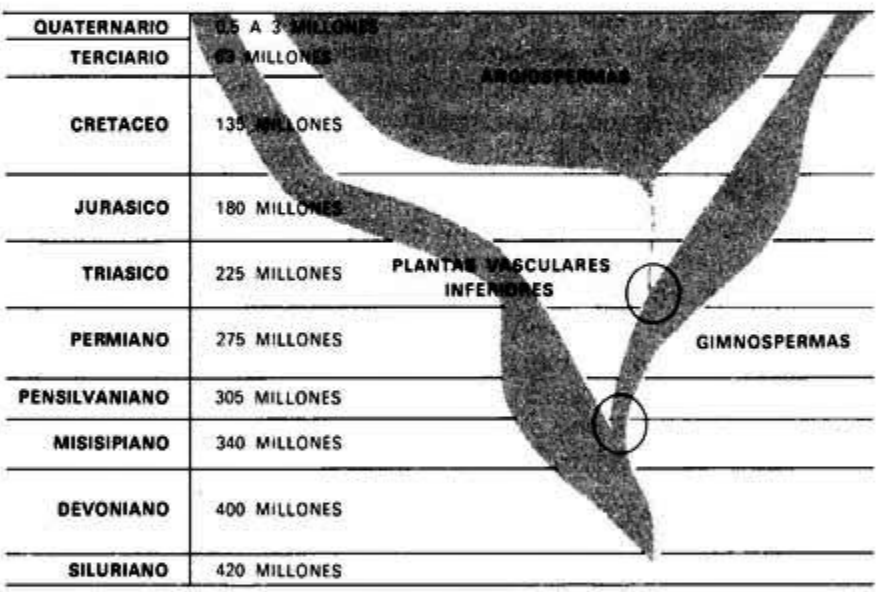


FIG. 2-5. Esta gráfica muestra el origen filogenético de las plantas terrestres. Los períodos geológicos aparecen a la izquierda con el período más antiguo en la base del diagrama. Los números a la derecha indican aproximadamente cuantos años hace que comenzó ese período. Se señalan con un círculo los dos puntos donde, en el transcurso del tiempo, un antepasado común produjo dos ramas. El ancho del área sombreada indica relativamente el número de géneros de cada rama en cada punto en el tiempo. (Adaptado del *Scientific American*, febrero de 1963, pág. 81).

La clave del concepto darwiniano de evolución es la idea sobre la **fertilidad diferencial.** Esto quiere decir simplemente que a las variaciones hereditarias se les juzga ventajosas o no, únicamente si éstas aumentan o no la capacidad reproductiva del organismo. Se juzga sobresalientes a aquellos organismos que pueden producir un gran número de hijos. De tal manera que la longevidad es criterio de éxito únicamente hasta el punto en que le da al organismo la oportunidad de reproducirse. En términos darwinianos, un gran número de especies de insectos

sobresalen aun cuando al llegar a adultos tan sólo vivan uno o dos días, pues durante ese término de tiempo producen una numerosa progenie.

El concepto de selección natural es extremadamente importante. Proporciona una sola generalización por la cual puede explicarse la evolución de todos los organismos. Está asociado asimismo con ideas sobre Herencia, Ecología, Taxonomía, Citología (el estudio de la célula), Paleontología (el estudio de los fósiles), Embriología y hasta con la Bioquímica. De este modo; une un gran número de áreas del pensamiento biológico.

La evolución por selección natural ha traído la proliferación de un gran número de organismos en la Tierra. Hoy existen muchas más especies que las que existían hace varios millones de años. Por ejemplo, el gran número de variedades de perros que existen hoy día probablemente descienden de un antepasado común. Así, la evolución no sólo incluye la modificación gradual de una clase dada de organismos hasta que ésta se convierte en una nueva clase, sino también la divergencia de una sola clase de organismos en muchas clases diferentes. Darwin subrayó especialmente el patrón divergente de la evolución.

Puede usarse el árbol genealógico, o **gráfica filogenética,** para aclarar las relaciones históricas entre grupos que se desarrollaron de un antepasado común. La figura 2-5 muestra un bosquejo amplio del árbol genealógico de la evolución de las plantas terrestres. Los antepasados comunes se señalan con círculos. En estos puntos ocurrió la divergencia, dando origen a dos grupos separados de plantas.

Se ha usado a menudo el término «eslabón perdido» para referirse a alguna etapa no descubierta en un grupo de organismos. El uso del término «eslabón» es desafortunado ya que implica algo como el anillo de una cadena, es decir, una conexión o secuencia, en línea recta, de objetos o de sucesos. Un antepasado común no es un eslabón. Más bien, representa un punto de comienzo desde el cual dos grupos diferentes han divergido para evolucionar por separado en sus propias direcciones.

2-7 INTERRELACIONES ECOLOGICAS

El concepto darwiniano de la selección natural subraya la importancia de la interrelación entre el organismo y su ambiente. La supervivencia depende de la forma acertada en que el organismo le haga frente a los diferentes aspectos de su ambiente. Los estudios detallados que se han hecho revelan que todos los organismos vivientes están estrechamente interrelacionados, tanto entre sí como con el ambiente físico. El medio de un organismo es la suma total de sus alrededores biológicos y físicos. El ambiente biológico de cualquier organismo incluye las plantas y los animales de la región; el medio físico incluye la temperatura y la cantidad de luz, de humedad, los minerales, etc. Se conoce como **Ecología** aquel aspecto de la Biología que estudia las relaciones entre los organismos y su ambiente.

Los organismos viven en **comunidades.** Algunos ejemplos de comunidades biológicas son los grupos de organismos que viven en los bosques, en la campiña, en el estanque o en el fondo del océano. Todas las comunidades de una región

(por ejemplo, un valle entre dos montañas) son interdependientes. Se ha utilizado a menudo el término «telaraña de la vida» para expresar la dependencia recíproca entre organismos, porque, de romperse cualquier aspecto de las interrelaciones de la comunidad, ello tendría efectos profundos en otros aspectos de este equilibrio; es decir, que al momento de romperse un solo hilo de este tejido delicado de la araña puede cambiar totalmente el diseño de la tela. El hombre ha aprendido, muchas veces en experiencia dolorosa, que la alteración del balance de la naturaleza en una región puede producir efectos de largo alcance.

En los últimos años del siglo XIX la contaminación del aire con el humo de las fundiciones de cobre destruyó la mayor parte de la vegetación en Copper Basin, Tennessee. Esto trajo consigo un cambio en la cantidad de lluvia que caía anualmente * en esta región, lo que a su vez limitó el tipo de plantas que podían crecer en dicha área. Los esfuerzos por replantar la región han sido impedidos por la erosión continua. Este ejemplo ilustra de una manera dramática cuán estrechamente están ligados el ambiente biológico y el físico.

La generalización de las interrelaciones ecológicas es de gran importancia tanto práctica como teórica. Ella proporciona la base de todos los esfuerzos para la conservación de la vida salvaje, para la conservación de los bosques y para hacer mejor uso de la tierra laborable. Todos los programas de conservación se basan en el conocimiento profundo de los principios de ecología. Como la conservación es uno de los problemas sociales y tecnológicos más cruciales que afronta el hombre actual, la ecología es una de las áreas más importantes de la investigación biológica moderna.

2-8 LA BASE MOLECULAR DE LA BIOLOGIA

Gran parte de la investigación biológica moderna se fundamenta en el principio general. Este principio expresa que todos los procesos vitales pueden explicarse en términos de la interacción de moléculas, átomos y partículas de tamaño subatómico como el electrón. Esto no quiere decir, desde luego, que las investigaciones en las áreas de ecología o evolución deban implicar explicaciones moleculares para ser importantes. Debemos mantener siempre nuestro interés en el organismo como un todo. Pero aún así, la investigación moderna en áreas como la genética, la evolución, la fisiología general y aún en la clasificación de los organismos se está llevando a cabo al nivel molecular.

La interpretación molecular de la biología se basa en nuestro conocimiento moderno de la física y de la química, y su aplicación a los problemas biológicos. La biología molecular es extremadamente importante como área de investigación moderna por un gran número de razones. Una de ellas es que al usar los instrumentos de la física y de la química es posible tratar los problemas biológicos con precisión y exactitud. Por ejemplo, a través de los estudios físicos y químicos mo-

* La cantidad de lluvia en una región es afectada hasta cierto punto por la cantidad de humedad que las plantas dan a la atmósfera. La pérdida de la vida vegetal en un área grande como en Copper Basin puede afectar significativamente la cantidad de lluvia en esa región.

dernos de los procesos que producen energía en los sistemas vivientes, es posible predecir con gran precisión la cantidad de calor que producirá un organismo al llevar a cabo una tarea específica. Es posible, también, calcular exactamente cuánta energía se libera al descomponer una cantidad dada de moléculas alimenticias, o cuánta energía se utiliza para construir una molécula compleja como una molécula de proteína. Los estudios realizados en biología molecular han producido también información precisa sobre cómo se codifica la información hereditaria para que la progenie duplique las características de los padres. Al usarse los métodos de la química y de la física, estos principios han quedado sólidamente establecidos. De esta manera, queda muy poco para la especulación o la adivinación en el trabajo científico.

Otra razón importante que destaca el papel central de la biología molecular en la investigación moderna es que estos estudios han revelado cuán parecidos son los procesos químicos en todos los organismos. Los procesos implícitos en la transformación de energía o en la trasmisión de la información hereditaria parecen ser muy semejantes en organismos tan diferentes como el arce, una bacteria cualquiera y el hombre. En otras palabras, la biología molecular ha revelado la gran unidad bioquímica existente en el mundo de los seres vivos. El hecho de que las mismas moléculas lleven a cabo las mismas funciones químicas en organismos enteramente diferentes, indica cuánto hay en común entre organismos aparentemente diferentes. También le da solidez a la idea de que todos los organismos, en última instancia, descienden de un antepasado común.

2-9 MECANICISMO Y VITALISMO

Hay todavía cierta duda sobre si las ideas de «mecanicismo» y «vitalismo», como una manera de considerar a los organismos vivos, son generalizaciones en el mismo sentido que lo son los conceptos de selección natural o el concepto de gene. Algunos arguyen que se trata únicamente de filosofía. Claro está, ellas representan puntos de vista opuestos de lo que es una explicación biológica aceptable sobre la naturaleza de la vida. Aunque en el pasado estos puntos de vista se debatían con más calor que en el presente, sus supuestos básicos se acercan más al problema de «¿qué es la vida?» quizás más que ningún otro principio biológico.

El **mecanicismo** considera que la vida es completamente explicable en términos físicos y químicos. Un mecanicista cree que los organismos son organizaciones extremadamente complejas de átomos y moléculas. También cree que las interrelaciones entre estos átomos y moléculas pueden entenderse aplicando los métodos del químico y del físico. El no cree que exista nada en la célula que sobrepase los conceptos físicos y químicos de hoy en día. Está dispuesto a aceptar que las técnicas modernas no son perfectas y que tendrá que desarrollarse una nueva metodología antes que pueda entenderse plenamente cómo funciona una célula viva. El punto importante es que para él, la posibilidad de obtener tal entendimiento es una realidad.

El **vitalismo,** por el contrario, sostiene que la vida es la expresión de algo más que la mera interrelación de un grupo de moléculas. Para el vitalista, el orga-

nismo vivo es más que la suma de sus partes. Los vitalistas sostienen que existe en la materia viviente un principio vital que no puede explicarse en términos físicos ni químicos. El vitalista no niega que el análisis químico de los organismos vivientes es importante. Pero para él la «vida» implica algo más que los principios de la física y de la química.

Es esencialmente sobre esta pregunta de si existe o no ese «algo más» que estas dos escuelas de pensamiento han debatido durante mucho tiempo. Los grandes debates entre numerosos científicos durante la última parte del siglo XIX y principios del siglo XX progresaron muy poco en la solución del asunto. En todo caso, el punto parece ser muy académico. En sus investigaciones diarias los biólogos modernos son en su mayoría mecanicistas. Ellos buscan explicaciones biológicas que estén de acuerdo con la física y la química. Sin embargo, tales biólogos podrían también creer (y muchos creen) que esta interpretación jamás producirá un entendimiento completo del organismo viviente. Ellos también creen que siempre habrá algo que sobrepasará todo esto y que desafiará los análisis de laboratorio que pueda hacer el hombre.

2-10 CONCLUSION

Las generalizaciones discutidas en este capítulo tienen esencialmente dos objetos para el biólogo. Primero, proporcionarle un medio para relacionar o unir fragmentos separados de información. Segundo, permitirle formular predicciones. Como se verá en los próximos capítulos, el valor vaticinador de una generalización científica es de gran importancia.

Algunas de las generalizaciones discutidas lo son en mayor grado que otras; es decir, cubren un mayor número de casos que aquéllas que poseen un nivel bajo de generalidad. La idea de Darwin sobre la selección natural es una generalización de alto nivel, porque se aplica a todos los organismos conocidos. De acuerdo con la idea de Darwin, las plantas, los animales, las bacterias y aun los virus evolucionan. La idea de la continuidad del plasma germinal de Weismann es una generalización de bajo nivel, porque se aplica únicamente a animales. De modo que todas las generalizaciones discutidas en este capítulo conlleven igual peso o igual valor para el biólogo. En el siguiente capítulo se discutirá más ampliamente la naturaleza y validez de la generalización científica.

EJERCICIOS

1. ¿Cuál es el concepto de la célula en la actualidad? ¿Cuál es la contribución de los siguientes científicos al desarrollo de este concepto: a) Matthais Schleiden. b) Theodor Schwann. c) Rudolf Virchow?
2. Describa la diferencia entre los conceptos de herencia mezclada y herencia específica o de la proporción definida.
3. ¿Qué es una mutación?
4. Bosqueje brevemente el concepto darwiniano de la selección natural. ¿Cómo se relaciona la idea de la mutación con la idea de la selección natural?

5. ¿Cuál es la diferencia entre plasma germinal y somatoplasma?
6. ¿Qué quiere decir la frase «continuidad del plasma germinal»?
7. En términos darwinianos, ¿cuál es el criterio usado para decidir sobre si una especie ha sobresalido o no?
8. Lea acerca de las ideas de los mecanicistas y de los vitalistas como se expresan en las lecturas sugeridas. ¿Qué argumentos parecen más válidos? ¿Qué puntos débiles encuentra usted en ambos argumentos?
9. ¿Qué significa la expresión de que todos los procesos biológicos tienen una base molecular? ¿Qué evidencia existe que dé base a esta expresión?

LECTURAS SUGERIDAS

Como todas las generalizaciones discutidas en esta capítulo se estudiarán más profundamente en otras secciones de este libro, no se recomiendan lecturas sobre estos conceptos específicos. La controversia mecanicista-vitalista representa un intento de llegar a una filosofía biológica. Dos libros, cada uno de los cuales expresa puntos de vista muy diferentes sobre esas ideas, proporcionarán las bases y el estímulo para el pensamiento sobre la naturaleza y las limitaciones de la investigación biológica.

DRIESCH, HANS, *The Science and Philosophy of the Organism* (London: Adam and Charles Black, 1908). Driesch fue uno de los vitalistas más prominentes del siglo XIX y principios del XX. Los experimentos que lo llevaron a sostener su punto de vista están descritos en este libro.

LOEB, JACQUES, *The Mechanistic Conception of Life* (Cambridge: Harvard University Press, 1964). Esta es una reimpresión de un libro que originalmente se publicó en 1912. Loeb representa el punto de vista estremadamente mecanicista. El libro no es muy técnico y por eso puede proveer una introducción a los argumentos mecanicistas.

CAPITULO 3

LA NATURALEZA Y LOGICA DE LA CIENCIA

3-1 INTRODUCCION

Es primordial el hecho de que la biología es una ciencia y de que el biólogo es un científico. La ciencia se distingue de otros campos de trabajo intelectual en dos aspectos principales. Es obvio que difiere en su contenido—el tipo de conocimiento organizado con que tiene que tratar. Sin embargo, la diferencia más importante radica en los *procedimientos* usados por la ciencia, es decir, su enfoque empírico de los problemas. La ciencia trata únicamente con creencias racionales que puedan verificarse o no mediante la observación y el experimento. En las palabras de Roger Bacon (1210-1292): «La ciencia experimental tiene una gran prerrogativa... investiga sus conclusiones por medio de la experiencia».

Frecuentemente se afirma que la ciencia consiste en coleccionar y organizar datos. Obviamente que esto es sólo uno de los aspectos de la ciencia. Mucho más importante es lo que hace el científico con estos datos una vez que han sido recolectados. La forma cómo el científico llega a las conclusiones, hace las generalizaciones correspondientes y prueba sus predicciones, constituye el método de la ciencia. En forma general, entonces, es muy práctico distinguir entre el contenido y el procedimiento de la ciencia. El contenido de la ciencia es la materia con que trata la ciencia —las generalizaciones que la comunidad científica reconoce como válidas. Los conceptos incorporados en las leyes de Mendel, los conceptos de selección natural y mutación, representan el contenido de la ciencia. Los métodos por los cuales se llegó a estos conceptos, es decir, los experimentos, las observaciones o las conclusiones obtenidas del examen experimental, representan en definitiva el procedimiento científico.

3-2 EL «METODO CIENTIFICO»

La idea que tiene el vulgo de lo que es un científico y del método que éste utiliza es muy vaga e inexacta. Según dicha idea, el científico es un hombre que posee medios secretos de obtener conocimientos que benefician a la humanidad. Se desconoce el hecho de que las explicaciones a que llegan los investigadores científicos pueden estar a menudo equivocadas o correctas, y que no todos los descubrimientos benefician directamente al hombre (en realidad muchos de ellos son inútiles). Esto se debe mayormente a que las conjeturas erróneas no tienen mucha publicidad y que aquellos descubrimientos que no benefician directamente al hombre atraen muy poco la atención pública.

Aun entre los científicos no hay un acuerdo unánime sobre lo que es el «método científico». Algunos textos científicos enumeran seis o siete pasos que contiene el método científico. Una descripción formal y altamente estructural como ésa está muy lejos de la realidad. Ningún investigador científico sigue un ritual tan formalista al llevar a cabo sus experimentos.

Algunos escritores, sin embargo, se van al otro extremo en sus descripciones del método científico. Un escritor afirma que: «Ciencia es simplemente hacer lo que a uno le viene en gana con su ingenio, sin límites ni barrera». Esta interpretación tiene un aspecto positivo. Afirma que los medios utilizados por los científicos no son necesariamente exclusivos de la ciencia. No obstante, deja mucho que desear como definición del método científico. Si seguimos la lógica de esta afirmación podríamos decir que el filósofo, el mecánico, el matemático, el plomero y cualquier otra persona que se dedique diligentemente a su trabajo es también un científico. Ciertamente que éste no es el caso.

La ciencia actúa mediante la postulación y prueba de hipótesis. **Hipótesis** son simplemente explicaciones tentativas dadas a un fenómeno observado.

Tomemos un ejemplo específico:

El salmón plateado, *Oncorhyncus kisutch*, incuba sus huevos en las aguas de los arroyos del área noroeste de la costa del Pacífico en los Estados Unidos. Los pececillos nadan corriente abajo hasta llegar al Océano Pacífico, donde pueden permanecer hasta por cinco años creciendo y alcanzando su madurez sexual. Luego, respondiendo a un estímulo no determinado, regresan a poner sus huevos a los arroyos de agua dulce donde nacieron.

Este hecho tan extraordinario se descubrió al ponerle ciertas marcas a algunos de estos peces. Casi siempre *los peces regresan al mismo arroyo en donde nacieron.*

He aquí un fenómeno observado que despierta la curiosidad. *¿Cómo* pueden encontrar estos peces con exactitud el arroyo en donde nacieron? No es una tarea fácil. Para lograrlo, algunos de estos peces tienen a veces que nadar sobre caídas de agua de bastante altura y cubrir distancias tan largas que llegan hasta el estado de Idaho.

Se necesita una hipótesis para explicar este fenómeno. Hasta cierto punto, una hipótesis es sólo una «conjetura ilustrada». En este caso, la hipótesis probablemente se ha de basar en lo que se conoce y se ha observado sobre los hábitos del salmón. Quizás este pez encuentra el camino hacia su arroyo natal al reconocer objetos que vio cuando iba corriente abajo rumbo al mar. O quizás reconozca el «sabor» o el «olor» del arroyo donde nació. Varias hipótesis son posibles, pero decidámonos por estas dos. ¿Que vendrá luego?.

Obviamente, detenerse aquí, después de haber formulado las hipótesis, no satisface la curiosidad con que empezamos. Es natural que querramos averiguar cuál de las hipótesis es la correcta (si es que alguna lo es). El hombre de ciencia actúa diseñando y efectuando experimentos en su deseo de encontrar la verdad. *El propósito principal de un experimento científico es probar una hipótesis.* Entonces cualquier hipótesis que el científico escoja para explicar un fenómeno natural tiene que llenar un requisito muy importante: *Debe someterse a prueba.*

Ambas hipótesis elaboradas para explicar el comportamiento del salmón llenan este requisito; ambas *pueden* ser sometidas a una prueba experimental. Pero *¿cómo* prueban estos experimentos las hipótesis? La contestación es muy simple. *Un experimento prueba una hipótesis verificando si las predicciones que se derivan de la misma son correctas.*

FIG. 3-1. Esta «tabla de la verdad» muestra la relación entre una hipótesis y sus predicciones. Nótese que la predicción correcta puede derivarse de una hipótesis falsa, tanto como de una correcta. De este modo las predicciones correctas no son prueba final de que una hipótesis sea correcta.

TABLA DE LA VERDAD

HIPOTESIS	CONCLUSION O PREDICCION
CORRECTA	CORRECTA
FALSA	CORRECTA O FALSA

Consideramos, por ejemplo, la primera hipótesis, la cual explicaba la habilidad del salmón para encontrar el arroyo donde nació, únicamente por su habilidad para reconocer objetos visualmente. Si esta hipótesis es correcta, un salmón al que se le colocara viseras sobre sus ojos impidiéndole ver, no podría encontrar el arroyo donde nació. Este razonamiento podría explicarse más formalmente así:

Hipótesis: *Si...* el salmón *Oncorhyncus kisutch* utiliza únicamente el estímulo visual para encontrar el arroyo donde nació con el fin de poner sus huevos,...

Predicción: *entonces...* un salmón de esta especie al que se le impide ver mediante una venda no puede retornar al arroyo donde nació.

Vamos a suponer que el pez encuentra su camino hasta el arroyo natal aun cuando no pueda ver. Si presumimos que ningún otro factor (o variable) que pudiera cambiar los resultados se ha dejado de tener en cuenta, ¿podríamos decir que el proceso experimental *probó* que la hipótesis *no era correcta?* Sí, en efecto. Supongamos, por otra parte, que el pez con el impedimento visual *no* pudiese encontrar el arroyo donde nació. ¿Podrían estos resultados *probar* la hipótesis del estímulo visual? No. Sólo podemos decir que estos resultados *dan apoyo* a la hipótesis.

Esto nos hace formular una pregunta interesante. ¿Cómo es posible que una serie de resultados experimentales pueda *rechazar* una hipótesis y sin embargo no se pueda *probar* la misma hipótesis obteniendo los resultados pronosticados? La contestación a esta pregunta radica en la relación que existe entre una hipótesis y las predicciones que pueden derivarse de ella. Esta relación, la cual se muestra en la «tabla de la verdad», en la Fig. 3-1, constituye el marco o estructura principal del proceso de la **deducción lógica.**

La deducción lógica (a menudo llamada el razonamiento del *si* y el *entonces)* es la esencia de las matemáticas. Este razonamiento se evidencia en la geometría

del plano, por ejemplo: «*Si* dos puntos que están en una misma línea descansan en un plano, *entonces* esa línea descansa en el mismo plano». Sin embargo, en otros aspectos de las matemáticas también encontramos la deducción jugando un papel no menos importante. «*Si* $a < b$ y $x < y$, *entonces* $a + x < b + y$» (la ley de la suma), o «*Si* $x < y$ y $a > o$, *entonces* $ax < ay$» (la ley de la multiplicación).

En las ciencias, y por supuesto en biología, la deducción es tan importante como en las matemáticas. (Recuérdese el razonamiento usado en el caso del salmón). No obstante, existen diferencias muy importantes sobre cómo se usa la deducción en las matemáticas y cómo se utiliza en una ciencia experimental. Las matemáticas generalmente trabajan con símbolos. No les incumben entidades físicas como el salmón migratorio. El matemático puede manejar los símbolos a su parecer y deseo. Puede crear situaciones en sus pruebas en las cuales tenga la certeza de que se prueba una sola hipótesis y se hace una sola pregunta. Esta situación no existe para el biólogo. El salmón que estudia el biólogo no puede manipularse tan fácilmente. Por lo tanto, el biólogo no puede estar nunca absolutamente seguro de que sus experimentos han eliminado todas las variables que podrían influir en sus resultados. Cubrirle los ojos al salmón, por ejemplo, podría ocasionar que los animales usaran otro sistema sensorial para encontrar la ruta que persiguen. Quizás usen normalmente los ojos para hallar su camino. Tal posibilidad parece remota.

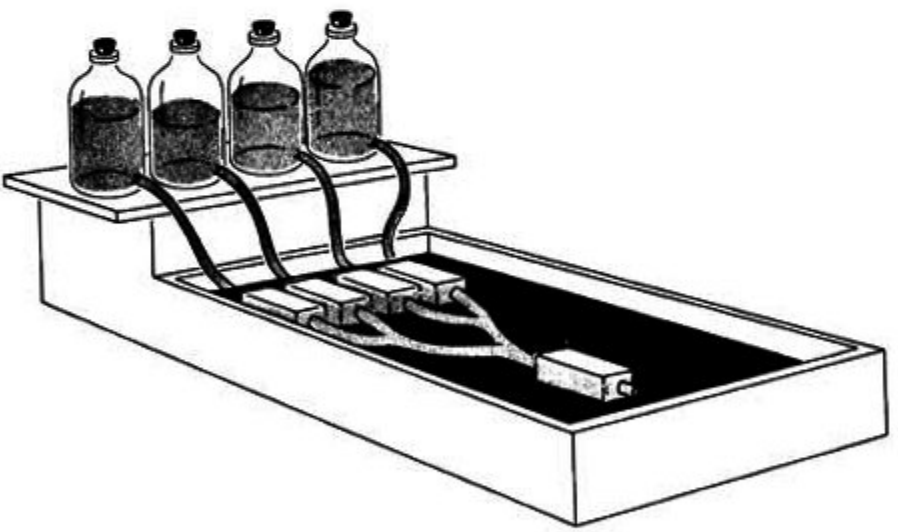


FIG. 3-2. Siempre que sea posible, el biólogo trata de construir un aparato que le permita probar su hipótesis en el laboratorio, en vez de probarla bajo otras condiciones en campo abierto. De esta manera, pueden controlarse con más facilidad aquellas variables que pueden influir sus resultados. El aparato que se ilustra arriba prueba la habilidad que pueden tener las anguilas jóvenes para percibir la presencia de pequeñas cantidades de substancias disueltas en el agua. El próposito del experimento es tratar de descubrir si estas substancias influyen en la habilidad instintiva que tienen las anguilas para encontrar la ruta desde el mar de los Sargazos (en el Océano Atlántico) donde nacieron, hasta los arroyos de agua dulce donde pasan la mayor parte de sus vidas. En este experimento se demostró que las anguilas no tenían preferencias entre el agua de las tuberías del laboratorio y el agua de mar, pero definitivamente preferían el agua de los arroyos naturales al agua de mar. Ellas podían descubrir la presencia de ciertas substancias orgánicas en el agua aún cuando se diluyeran 3 × 10—20 partes por millón. Esto quiere decir que las anguilas reaccionaron únicamente ante la presencia de dos o tres moléculas de la substancias, mediante los sacos olfativos que las capacitan para percibir olores.

En el caso del salmón, es muy probable que dicha posibilidad lo sea. Pero el hecho de que existan estas posibilidades, aunque sean remotas, debe ser objeto de reflexión constante por parte del biólogo.

Uno de los más grandes problemas en las investigaciones biológicas es el diseño experimental (al cual se le dedicará bastante tiempo en el Capítulo 4). El biólogo reconoce la imposibilidad de eliminar todas las variables que puedan afectar los resultados experimentales; no obstante, trata de diseñar experimentos que disminuyen las *posibilidades* de que estas variables influyan (ver la Fig. 3-2).

Examínese de nuevo la «tabla de la verdad» en la Fig. 3-1. Nótese que el término «conclusión», como lo usa el matemático, puede intercambiarse con el término «predicción» usado por el biólogo, ya que las predicciones que pueden hacerse de una hipótesis son simplemente las conclusiones que uno puede derivar al aceptarla. En el caso del salmón, se debe concluir (o predecir) que el salmón con los ojos vendados no puede encontrar la ruta de regreso por medio de estímulos visuales, si se acepta la hipótesis de que la ruta se encuentra por medio de dichos estímulos. Si este salmón, que no puede ver, encuentra su ruta de regreso, se prueba que nuestra conclusión es falsa. En la «tabla de la verdad» encontramos que automáticamente esto convierte nuestra hipótesis en falsa, ya que *una hipótesis verdadera no puede nunca llevarnos a una conclusión falsa*. En otras palabras, las predicciones que se derivan de una hipótesis verdadera nunca deben llevarnos a una contradicción.

La «tabla de la verdad» también muestra que nunca podemos *probar* que una hipótesis es cierta. Ya que, mientras una hipótesis cierta siempre nos lleva a predicciones verdaderas, *una hipótesis falsa también nos puede llevar a predicciones verdaderas*. No podemos dejar de subrayar este punto lo suficiente, ya que demuestra que la ciencia trata únicamente con «verdades» en términos de probabilidades y nunca en términos de certeza absoluta.

Muchas hipótesis falsas han sido sostenidas en el pasado tanto por hombres de ciencia como por legos, simplemente porque con estas hipótesis podían hacer predicciones bastante exactas. La creencia de que el sol se mueve alrededor de la tierra nos lleva a predecir que el sol saldrá por el horizonte, cruzará el cielo y se pondrá por el horizonte opuesto... y así sucede. * El hecho de que esta predicción sea correcta no quiere decir, claro está, que el sol describe una órbita alrededor de la tierra. Para poder demostrar que esta hipótesis es falsa deben hacerse pruebas específicamente diseñadas para demostrar cómo dichas hipótesis pueden llevarnos a predicciones falsas. †

---

* Es lo más probable que las observaciones de estos aspectos del comportamiento del sol contribuyeron a la idea de que el sol describía una órbita alrededor de la tierra. Esto demuestra el hecho de que las hipótesis provienen frecuentemente de observaciones de los mismos fenómenos que las hipótesis deben predecir. A menudo es muy difícil predecir cuál vino primero.

† Una de tales pruebas es predecir las posiciones futuras del sol, de la tierra y de otros planetas, presumiendo que el sol rota alrededor de la tierra. Tales predicciones son ivariablemente falsas, y así debilitan la hipótesis. Sin embargo, aceptando la hipótesis de que la tierra conjuntamente con otros planetas se mueven alrededor del sol, nos lleva a predicciones muy exactas con respecto a las posiciones relativas del sol, de la tierra y de otros planetas en cualquier momento. Tales predicciones exactas sostienen la hipótesis de que la tierra se mueve alrededor del sol.

Aunque «la tabla de la verdad» muestra que una hipótesis cierta nunca nos lleva a una conclusión o predicción falsa, sólo en las matemáticas la obtención de una sola conclusión falsa significa la muerte segura de una hipótesis. El biólogo raramente trata con casos en que cada predicción hecha con una hipótesis considerada correcta resulta correcta también. El problema viene a ser, entonces, *cuántas* o *qué proporción* determinada de predicciones debe verificarse para que la hipótesis sea de alguna utilidad. Por esta razón, los datos experimentales se someten a **análisis estadístico** en los que se emplean las matemáticas para determinar si las desviaciones del patrón que se predijeron por medio de la hipótesis son de importancia o no. Este tema se discutirá más profundamente en el Capítulo 5.

Volvamos de nuevo al problema de explicar la conducta del salmón al regresar a su arroyo natal. Sometamos a prueba la segunda hipótesis, la que propone que los peces regresan al arroyo natal usando sus sentidos olfatorios. Esta hipótesis es sostenida por el análisis químico del agua de varios arroyos. Dicho análisis demuestra que el agua de cada arroyo es diferente y estas diferencias se deben principalmente a las cantidades de diversos minerales que contienen las aguas.

Podemos, entonces, proceder a probar experimentalmente la validez de la predicción que puede hacerse de esta hipótesis:

Hipótesis: *Si...* el salmón *Oncorhyncus kisutch* encuentra la ruta de vuelta a su arroyo natal mediante el olor específico de sus aguas,...

Predicción: *entonces...* obstruyendo los sacos olfatorios (con los cuales el pez capta los olores) podemos evitar que el salmón encuentre su arroyo natal.

Este experimento fue realizado por el Dr. A. D. Hasler y sus asociados en la Universidad de Wisconsin. Los resultados sostienen firmemente la hipótesis del olor porque una gran mayoría de los peces no encontraron el camino al arroyo en donde poner los huevos. No obstante, algunos de los peces encontraron el camino. Cada uno de estos peces que encontró el camino al arroyo natal representa una predicción falsa en la interpretación estricta de nuestra tabla de la verdad, lo que querría decir que la hipótesis es falsa. No obstante debe tenerse en cuenta la ley de las probabilidades. El análisis estadístico demuestra que un cierto número de peces encontrarían el camino sólo por coincidencia. Como la cantidad de peces envueltos en el experimento que encontraron el camino al arroyo natal no fue significativamente mayor que el número que se predice estadísticamente que habría de llegar por casualidad, la hipótesis del estímulo olfatorio aún continúa siendo válida.

Consideramos un segundo ejemplo de la experimentación en la Biología para ilustrar otro punto con relación a la interpretación de los resultados experimentales.

Se ha demostrado muchas veces que al exponer ciertos tipos de ratones a rayos X de una intensidad de 600 roentgens o más (un roentgen es una unidad que mide la cantidad de energía que existe en un haz de rayos X) esto causa la muerte del animal dentro de un período de dos semanas o menos. La muerte parece ser causada por los efectos secundarios más que por los efectos inmediatos de la radiación. Pero es muy difícil determinar exactamente cuál es la causa fundamental de la muerte

del animal en cualquier momento, especialmente dentro del período de uno a cinco días después de la exposición. Se creyó que la muerte posiblemente resultaba de una infección bacterial precipitada por la emigración de bacterias a través del epitelio intestinal, el cual al estudiarse histológicamente demostraba estar severamente alterado por la acción de los rayos X. Con el fin de probar esta hipótesis se le administraron antibióticos de varios tipos y en diferentes formas a los ratones irradiados, para determinar si ello afectaba el tiempo en que ocurría la muerte. Pero no se pudo demostrar este efecto: los ratones se morían al mismo que los animales que actuaban como controles, es decir, aquéllos a los que no les había administrado antibióticos. Se concluyó entonces, tentativamente, que la muerte que ocurría en el período de uno a cinco días después de la exposición no era motivada por infección bacterial. *

Nótese el razonamiento deductivo «*si... entonces*» que se ilustra aquí. La lógica experimental puede ilustrarse así:

Hipótesis: *Si...* la muerte en el término de uno a cinco días de los ratones que recibieron las irradiaciones se debe a una infección bacterial,...

Predicción: *entonces...* la administración de antibióticos debe reducir el número de muertes de los ratones que los recibieron.

Los resultados experimentales demostraron que la predicción no era cierta. Los ratones murieron dentro del mismo período de tiempo después de recibir las irradiaciones. Entonces sabemos que, salvo donde hubo errores experimentales, la hipótesis que explicaba las muertes como causadas por la infección bacterial era falsa, y debe, por lo tanto, descartarse o modificarse.

Supongamos que la administración de antibióticos ***hubiese*** prolongado la vida de los ratones. ¿Habría ello demostrado que nuestra hipótesis debe ser correcta? Absolutamente no, aunque estos resultados hubiesen fortalecido la *probabilidad* de que estuviese correcta.

¿Podría decirse, entonces, que la muerte *de los animales* sometidos a irradiación no se debió a la infección bacterial? No, ya que la palabra «animal» incluye muchas otras formas de vida que no son ratones. ¿Podría decirse, entonces, que la causa de la muerte *de los ratones* que sufrieron irradiación no se debió a una infección bacterial? No, pues no se sometieron a examen todas las clases de ratones que existen. Cuando estos resultados se escriben para publicarse, el biólogo expresará sus interpretaciones muy cuidadosamente, limitándose a los tipos de ratones específicos que fueron utilizados y al tiempo específico en que ocurrió la muerte (de uno a cinco días después de exponerse a la irradiación).

No obstante el cuidado extremo con que se interpretan los resultados experimentales, los biólogos a menudo extienden sus resultados experimentales de un organismo a otro. Las drogas medicinales que se usan diariamente, por ejemplo, se prueban primero en animales de laboratorio. Si su uso da buenos resultados, se extiende entonces su uso a los seres humanos. Pero, aún así, siempre hay cierto elemento de duda envuelto. Todos los organismos no reaccionan idénticamente ante una misma droga... «Lo que sirve de alimento a un hombre constituye el veneno de otro».

* J. J. W. Baker, Roscoe B. Jackson Memorial Laboratory, 1960. Notas sin publicar.

3-3 LA LOGICA INDUCTIVA

Todas las generalizaciones que se discutieron en el Capítulo 2 se basan en observaciones y/o en experimentos que se han repetido en algunos casos a través de un gran número de años. El concepto de célula, las ideas de Mendel sobre herencia y la teoría de Darwin sobre la selección natural son generalizaciones derivadas de observaciones hechas en un gran número de organismos diferentes. Son **generalizaciones inductivas** que se han alcanzado a través del proceso de la **inducción lógica.**

La inducción lógica implica llegar a una conclusión probable basándose en muchos casos particulares. Supongamos que una persona prueba una manzana verde y encuentra su sabor agrio. Prueba una segunda, y también es agria. Una tercera y cuarta manzana le producen igual sensación. De estas observaciones individuales y por separado se puede derivar una conclusión general: «Todas las manzanas verdes son agrias». La lógica inductiva implica, entonces, ir de lo específico a lo general. En este caso, implica ir de las observaciones específicas y separadas de cuatro manzanas verdes a una conclusión que comprende *todas* las manzanas verdes. La lógica inductiva es, entonces, lo opuesto a la lógica deductiva, ya que esta última implica ir de lo general a lo específico.

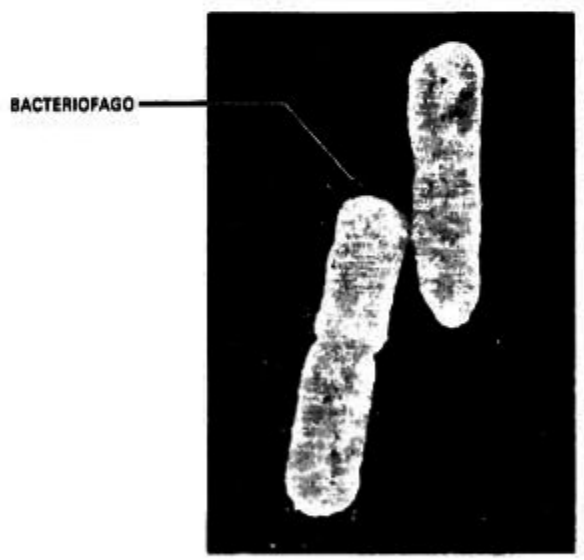


FIG. 3-3. La célula bacterial a la izquierda muestra varios bacteriófagos adheridos a ella. Algunas bacterias son inmunes a los bacteriófagos. Luria y Delbrück llevaron a cabo experimentos para determinar si la mutación causante de esta inmunidad era pura casualidad o se debía específicamente a la exposición al bacteriófago (ver el texto para mayor detalle). (Tomado del *Scientific American*, junio de 1961. Cortesía de Thomas F. Anderson, Francois Jacob, Elie Wollman).

Aunque la lógica deductiva y la inductiva son dos procesos de pensamiento diferentes, los científicos no excluyen uno del otro en períodos diferentes. En la solución de problemas científicos hay intercambio continuo del pensamiento inductivo y el deductivo. Consideremos de nuevo la generalización «todas las manzanas son agrias». Después de probar la primera manzana verde, una persona puede concluir que únicamente dicha manzana era agria. Después de probar la segunda, la persona podría concluir inmediatamente que *todas* las manzanas verdes son agrias. Podría decirse que esta persona está llegando a conclusiones

demasiado pronto. En términos más exactos, está simplemente haciendo una generalización inductiva basándose únicamente en dos casos. De esta generalización se puede hacer una predicción:

Si todas las manzanas verdes son agrias,... *

entonces, el sabor de la próxima manzana verde debe ser agrio.

Una prueba rápida confirma la predicción. Esta, a su vez, le da fortaleza a la generalización inductiva original. Así, vemos un juego constante entre el razonamiento deductivo y el inductivo en la solución de un problema.

Del ejemplo anterior se nota evidentemente que cuanto más observaciones haya, más confiables resultan las generalizaciones inductivas que pueden derivarse de ellas. Una generalización inductiva que se base en dos partidas de información es menos confiable que una que se base en diez o en ciento. Claro está, las generalizaciones inductivas nunca alcanzan una certeza absoluta, únicamente alcanzan un alto grado de probabilidad. El grado de certeza que alcancen depende de dos circunstancias: la cantidad y la clase de información que se utilice para llegar a esa generalización. Por ejemplo, hay cierta clase de manzana que es de color verde y dulce. Si la persona que prueba las manzanas encuentra esta variedad, sería necesario que modificara su generalización inicial de acuerdo con esa observación, es decir: «Todas las manzanas verdes son agrias, excepto la variedad X».

El siguiente experimento ilustra el juego entre el razonamiento inductivo y el deductivo que a menudo ocurre en la ciencia. El experimento fue diseñado para contestar la pregunta de cómo surgen las mutaciones en los organismos vivientes. Por muchos años, algunos biólogos sostuvieron que las mutaciones (ver la Sección 2-4) eran iniciadas dentro del organismo por cambios específicos en el ambiente. Otros biólogos diferían. Era su creencia que ocurrían completamente al azar y eran completamente independientes del medio. El conflicto que existe entre estas dos ideas puede expresarse con una pregunta: ¿Surgen las mutaciones espontáneamente o se deben a factores ambientales? En 1943, Luria y Delbrück, dos geneticistas, llevaron a cabo un experimento utilizando bacterias, cuyos resultados dieron la respuestá a dicha pregunta.

Las bacterias son afectadas parasíticamente por ciertos virus llamados **bacteriófagos** (llamémosles «fagos» para acortar el término). Si se permite que un cultivo de bacterias crezca durante un número de días y después se le expone a los fagos, casi todas las bacterias mueren. Algunas sobreviven, sin embargo. Estas sobrevivientes son las variedades «resistentes»; su resistencia pasa a los descendientes, lo que representa, por lo tanto, una mutación genética.

A base de esta información, se pueden formular las dos siguientes hipótesis de trabajo:

1) La resistencia de las bacterias a los fagos surge por mutación espontánea. Tal mutación hará su aparición aunque los cultivos no se expongan a los fagos. En la ausencia del agente seleccionador, o sea los fagos, las células resistentes pasan

* Nótese que aunque la forma en que se expresa esta predicción es igual a la deductiva, la afirmación «todas las manzanas verdes son agrias» no es igual al tipo de hipótesis que decía: «El salmón encuentra su camino al arroyo natal usando el sentido del olfato». Esta última hipótesis intenta *explicar* un fenómeno; la primera, simplemente lo resume. Ambos tipos de hipótesis se usan en la ciencia.

desapercibidas entre las masas de células bacteriales que no mutan. Unicamente las formas mutantes sobreviven y se reproducen al introducirse los fagos.

2) La resistencia es inducida en algunas bacterias cuando éstas entran en contacto con los fagos. Las bacterias que responden a este cambio en el ambiente (por ejemplo, la introducción de fagos) sobreviven al mutar. Las bacterias que no responden resultan destruídas.

En otras palabras, la segunda hipótesis sostiene que la presencia de los fagos es la causa o agente que trae la mutación y que los mutantes por resistencia a los fagos no aparecen sino después que las bacterias han estado en contacto con ellos. Por el contrario, la primera hipótesis sostiene que los mutantes están siempre presentes, pero que no pueden descubrirse hasta que los fagos se introducen.

Con el fin de probar la primera hipótesis, Luria y Delbrück prepararon un número de cultivos de bacterias de las misma especie. Cada uno de estos cultivos se obtuvo de un pequeño grupo de bacterias. Todos los cultivos bacteriales fueron simultáneamente expuestos a los fagos y se determinó el número de células resistentes o sobrevivientes. *

Los investigadores razonaron de la siguiente manera:

Hipótesis I: *Si*... las mutaciones ocurren espontáneamente,...

Predicción: *entonces*... el número de células resistentes en las varias placas de cultivo debe ser bastante diferente.

Si, por ejemplo, la mutación ocurre temprano, cuando el cultivo consta de muy pocas células, las células mutantes se multiplicarán y producirán un sin número de descendientes que también habrán de tener esa mutación. Un gran número de bacterias resistentes pueden estar presentes cuando se introducen los fagos al cultivo. Por el contrario, si la mutación ocurre después de la introducción de los fagos, únicamente habrá presentes un pequeño número de células resistentes. La ley del azar predice que habrá una variación considerable en el número de células que sobrevivan en cada placa de cultivo.

Hipótesis II: *Si*... las mutaciones surgen como respuesta a la presencia de los fagos,...

Predicción: *entonces*... el número de células resistentes en cada placa de cultivo debe ser bastante uniforme.

Como cada placa de cultivo contiene aproximadamente el mismo número de bacterias y la cantidad de fagos introducidos en cada caso es la misma, la hipótesis II predice que el número de mutaciones debe ser aproximadamente igual de un cultivo al otro.

Los resultados de este experimento (Fig. 3-4) demuestran que la variación en número de células sobrevivientes es bastante grande. Algunos cultivos tienen únicamente dos o tres colonias sobrevivientes, mientras que otros tienen doce,

* El número de células sobrevivientes pueden contarse fácilmente permitiendo que el cultivo se incube durante varios días. Cada célula sobreviviente se reproducirá para formar una colonia que puede ser percibida simplemente al examinarse la placa de cultivo.

quince o más. Los resultados experimentales sostienen la hipótesis I. Así, se puede decir que la hipótesis I ha sido apoyada. Los resultados contradicen la hipótesis II. De modo que si eliminamos la posibilidad de los errores experimentales, se podría decir que la hipótesis II ha probado ser falsa. Las mutaciones ocurren al azar, y son enteramente independientes de aquellos cambios del ambiente que pudieran darles poder selectivo. Nótese que el experimento de Luria y Delbrück prueba ambas hipótesis. Como las predicciones hechas con las hipótesis I y II son contradictorias, los resultados pueden sostener únicamente una de ellas. A tal experimento se le llama experimento **crucial.** En el Capítulo 4 discutiremos otro ejemplo de un experimento crucial.

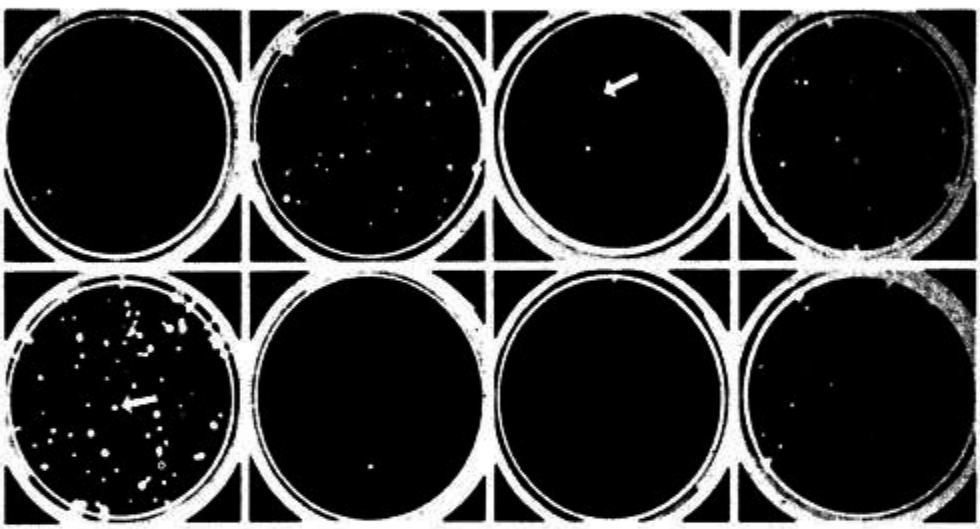


FIG. 3-4. La variación al azar en los números de colonias bacteriales que se obtuvieron en los experimentos de Luria y Delbrück sostiene claramente la hipótesis de que las mutaciones surgen espontáneamente y al azar (ver el texto para la discusión).

En el caso que acabamos de discutir, los resultados experimentales echaron abajo conceptos que habían sido ampliamente aceptados. La mayor parte del tiempo, sin embargo, los resultados no son tan dramáticos. Lo que ocurre más a menudo es que los resultados experimentales sostienen las hipótesis ya establecidas o por el contrario causan modificaciones menores en ellas. Por ejemplo, si se realizan experimentos simples sobre la fisiología respiratoria de un árbol, un hombre, un petirrojo, una rana y un pez se puede revelar el hecho de que lo que se produce es la oxidación de un azúcar simple mientras se libera energía. Al mismo tiempo, se utiliza el oxígeno y se liberan bióxido de carbono y agua como desperdicios del proceso. De estos hechos, uno puede proponer la hipótesis I: «La energía que necesitan los organismos se obtiene de la oxidación de la glucosa pór el oxígeno». En resumen, podemos escribir la ecuación balanceada así:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O.$$

Si no se hace ningún otro trabajo, la hipótesis I puede llegar a adquirir el «status» de una teoría o de una ley. Pero las investigaciones que se han llevado a cabo con

células de otros organismos, como las levaduras, han demostrado que estas células pueden obtener energía de la glucosa sin usar oxígeno. Se utiliza otro agente oxidante (ácido pirúvico). Así, pues, la hipótesis I original debe modificarse para que diga: «La energía que los organismos necesitan se obtiene de la glucosa mediante el uso de algún agente oxidante». El descubrimiento de que algunos organismos usan como fuente de energía otras substancias que no son glucosa, nos lleva a modificar aún más la hipótesis I: «La energía que necesitan los organismos se obtiene de substancias ricas en energía mediante el proceso de oxidación de estas substancias».

Por lo tanto, cada nuevo descubrimiento requiere modificaciones de aquellas hipótesis previamente aceptadas. No se descarta la manzana entera, únicamente se cortan y eliminan sus partes podridas. Como demostraremos en el Capítulo 7, podría observarse que, debido a las muchas modificaciones y nuevas adiciones, las hipótesis corrientes sobre la fisiología respiratoria son mucho más refinadas que las discutidas aquí.

Entonces podríamos decir, en un sentido real, que las «verdades» científicas son únicamente verdades *aproximadas*. En las palabras del químico G. N. Lewis:

El científico es un hombre práctico y sus fines son prácticos también. No busca lo último *sino lo* aproximado. *No habla del último analisis, sino más bien de la siguiente aproximación. No son las suyas esas estructuras tan bellas y tan delicadamente diseñadas en las cuales una sola imperfección causaría el colapso total. El científico construye despacio, pero con albañilería gruesa y sólida. Si está descontento con cualquier aspecto de su trabajo, aun cuando fuera en la base misma o fundamento de éste, puede reemplazar dicha parte sin afectar lo que queda. En su totalidad, él está satisfecho con su trabajo, ya que, aunque la ciencia nunca está completamente en lo correcto, tampoco está completamente incorrecta; y parece mejorar de una década a la otra.*

Es cierto que la estructura lógica-deductiva está presente en todo experimento científico, pero esto no quiere decir que el investigador esté continuamente examinando sus experimentos para determinar si la estructura está presente. Más bien podríamos decir que la estructura lógica-deductiva está presente porque el diseñador del experimento es una persona de lógica, acostumbrada a pensar de esta manera cuando se trata de planear experimentos. Este tipo de pensamiento es a manera de una «segunda naturaleza» para él cuando practica en el laboratorio.

Es de notarse que muchos biólogos jamás llevan a cabo experimentos científicos en el sentido amplio de esta palabra. Estos biólogos le dedican más tiempo a la acumulación de hechos en sí. Un ejemplo de este tipo de trabajo es el examen detallado de la anatomía de una nueva planta o animal. No hay hipótesis que probar en este caso; no hay predicciones hechas. Sin embargo, tal trabajo resulta a menudo de gran valor. Provee los hechos con los cuales otros pueden idear y llevar a cabo experimentos significativos utilizando los organismos envueltos.

3-4 LA APLICACION DE LA LOGICA: ESTUDIO DE UN CASO

Comúnmente se sabe que el fluido llamado **semen,** producido por los machos de los animales superiores, contiene **espermatozoides** o espermas. Los esperma-

tozoides son células vivientes portadoras de los valores hereditarios masculinos y capaces de moverse independientemente. Durante la reproducción sexual, los espermatozoides nadan hacia la célula ovular femenina y se unen con ésta para llevar a cabo la fertilización. La fertilización es la causa de que el huevo inicie el desarrollo de un nuevo animal.

En el siglo XVIII, los científicos no estaban seguros de cómo el semen del macho causaba la fertilización del huevo (óvulo). No se había reconocido aún la importancia del espermatozoide. Así, sólo se consideraban dos posibilidades:

1) El fluido seminal del macho debe de entrar en contacto directo con el huevo antes que empieze el desarrollo; o
2) Era únicamente necesario que un gas o vapor, que despedía el semen al evaporarse, hiciera contacto con el huevo.

Al examinar el sistema reproductivo femenino humano, los médicos veían que el semen se despositaba a bastante distancia del huevo. Ya que no se conocía el papel del espermatozoide, no se tenía en cuenta el hecho de que pudiese nadar hasta encontrarse con el huevo. Por lo tanto, se supuso que únicamente el vapor despedido por el semen podía llegar hasta el huevo y fertilizarlo.

Usando como base estas observaciones anatómicas, la hipótesis del vapor se afianzó mucho. Esta hipótesis fue puesta a prueba experimental en 1785 por el italiano Lázaro Spallanzani (1729-1799).

A continuación presentamos el examen de algunos aspectos del análisis hecho por Spallanzani de sus experimentos, de sus conclusiones y la demostración de su fundamento y lógica.

¿Afectan los vapores de los espermatozoides a la fertilización?
Se ha discutido durante largo tiempo, y aún se discute, si las partes más visibles y gruesas del semen ayudan en la fecundación (empezando así el desarrollo) del hombre y de los animales; o si una parte muy sutil como el vapor que emana de éste y al cual se le llama *aura espermática*, es suficiente para llevar a cabo esta función.

Aquí se define el problema: ¿Causa el semen propiamente el desarrollo del huevo? o, ¿lo hace meramente el vapor que emana del semen?

No puede negarse que los doctores y fisiólogos defienden este último punto de vista, y los persuade en este razonamiento la necesidad aparente más que la razón o los experimentos.

Spallanzani señala aquí la falta de evidencia experimental que sostiene la hipótesis del vapor. En el texto completo de su informe cita algunas de las observaciones anatómicas señaladas en la introducción a esta sección.

A pesar de estas razones, muchos otros autores sostienen la opinión contraria, y creen que la fertilización ocurre conjuntamente o acompañada por la parte material del semen.

La hipótesis que podía señalarse como alterna es que el semen tiene que estar en contacto con el huevo.

Estas razones que se dan a favor y en contra no resuleven la situación; ya que no se ha demostrado que el vapor espermático de por sí llega hasta los ovarios, como igualmente ignora si alguna parte material del semen llega hasta los ovarios, y no es el vapor el responsable de la fertilización.

La afirmación «...no se ha demostrado que... (etc.)» de nuevo demuestra que Spallanzani reconocía la falta de evidencia concreta que sostuviera cualquiera de las hipótesis.

Por lo tanto, para poder decidir sobre la cuestión es de gran importancia utilizar un medio eficiente de separar el vapor del cuerpo mismo del semen y hacerlo de tal manera que los embriones queden más o menos envueltos en el vapor;

Si surge un diseño experimental, debe construirse algún tipo de aparato experimental para contestar adecuadamente las preguntas que el experimentador presenta.

ya que *si* nacen *(entonces)* esto sería evidencia de que el vapor seminal ha sido capaz de fertilizar; o *(si)*, por el contrario, no nacen, *entonces* estaríamos igualmente seguros de que el vapor espermático sólo es insuficiente y que se necesita acción adicional de alguna parte material del esperma.

Nótese que aquí se usó el formato «si..., entonces» al citar Spallanzani la base deductiva de su experimentación.

(Nota: Spallanzani había demostrado anteriormente que el semen podía diluirse varias veces y que aun continuaba siendo capaz de llevar a cabo la fertilización. Esto no nos sorprende en términos de lo que se conoce hoy sobre el papel del espermatozoide en la fertilización. Pero Spallanzani interpretó estos resultados como evidencia a favor de la hipótesis del vapor, ya que él consideraba el vapor como semen diluído. El experimento posterior, sin embargo, lo convenció de algo diferente. Dicho experimento es el siguiente.)

Para poder bañar los (huevos) * renacuajos totalmente en el vapor espermático, puse sobre un cristal de reloj un poco menos de once granos de líquido seminal de varios sapos. En un cristal similar, pero un poco más pequeño puse 26 (huevos) renacuajos, los que, debido a la viscosidad de la gelatina, estaban fuertemente adheridos a la parte cóncava del cristal.

Spallanzani describe aquí su aparato experimental (ver la Fig. **3-5***). El diseño de los aparatos experimentales es a menudo una parte muy importante de un experimento.*

* Spallanzani creía, como muchos de los hombres de su época, que el huevo animal contenía una miniatura infinitamente pequeña de la forma adulta, la cual únicamente necesitaba la fertilización para crecer al tamaño normal. De ahí su referencia a los huevos sin fertilizar como renacuajos. La creencia en la existencia de individuos preformados en el huevo *(la teoría de la performación)* será discutida en el Capítulo 14.

Puse el segundo cristal sobre el primero y permanecieron unidos durante cinco horas en mi habitación, a una temperatura de 18° F. La gota de fluido seminal fue colocada precisamente bajo los huevos, los cuales deben haber sido totalmente bañados por el vapor que emanó; más aún, la distancia entre los huevos y el líquido no era de más de 1 ligne (2,25 mm.). Examiné estos huevos depués de cinco horas y los encontré cubiertos de un rocío que humedecía los dedos al tocarlos; sin embargo, esto era únicamente una parte del semen, el cual se había evaporado y disminuido en peso un gramo y medio. Los huevos entonces habian sido bañados por un gramo y medio de vapor espermático; ya que éste no podía escaparse por los cristales tan estrechamente fijos uno en el otro.

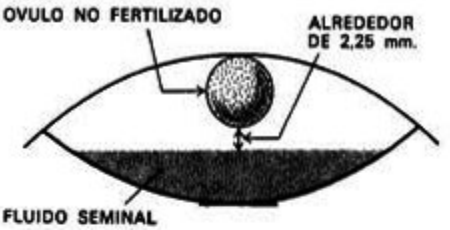


FIG. 3-5. Arreglo parecido al que fue usado por Spallanzani para contestar la pregunta: «¿Afecta el fluido espermático la fertilización?» El vapor que emana del fluido seminal baña el huevo libremente, pero no hubo contacto real entre el huevo y el fluido. El huevo no se fertilizó.

A pesar de todo esto, al ponerse en agua los huevos se murieron.

La falta de desarrollo corresponde a una conclusión falsa; o sea, la predicción que sigue, de aceptarse la hipótesis que se está probando, no se convierte en realidad...

Aunque el experimento destruye la teoría del vapor espermático...

...y así la hipótesis del vapor debe ser falsa.

...fue no obstante único y quise repetirlo.

Spallanzani reconoce la necesidad de obtener mayor evidencia de que la hipótesis del vapor es realmente incorrecta. (Los resultados de su segunda serie de experimentos fueron iguales).

Habiendo usado previamente el vapor espermático que se produce en un envase cerrado, quise ver qué pasaría en un envase abierto para eliminar la duda que me producía la idea de que la circulación del aire era necesaria para la fertilización...

Se reconoce una variable que puede afectar los resultados; el experimento se modifica para eliminarla. Si el aire toma parte en el proceso de fertilización, entonces el huevo debe desarrollarse si se permite que el aire circule, etc.

...pero no ocurrió fertilización en este caso, al igual que en los experimentos anteriores.

De nuevo los resultados son negativos. Se demuestra que la predicción es incorrecta.

El último experimento de este tipo fue recoger varios granos de vapor espermático y sumergir una docena de huevos en él durante varios minutos; puse, además, por varios minutos otra docena de huevos en contacto con el semen que quedó después de la evaporación y el cual no pesaba más de un medio grano; once de estos renacuajos se desarrollaron exitosamente, pero ninguno de los doce sumergidos en el vapor espermático sobrevivió.

Aún se lleva a cabo otra variación del experiemento original para encontrar todavía más evidencia en contra de la hipótesis del vapor; ni aún la inmersión de los huevos en el vapor concentrado produce la fertilización. La hipótesis que se está probado hubiese predecido la fertilización en este caso. Pero la fertilización no ocurrió.

El conjunto de estos hechos evidentemente prueba que la fertilización del sapo terrestre no es producida por el vapor espermático sino por una parte material del semen.

Los resultados de Spallanzani ciertamente demuestra en su formato deductivo que la hipótesis del vapor es falsa. Pero no prueba, claro está, la validez de la hipótesis alterna, únicamente le da solidez. Nótese que Spallanzani muy cuidadosamente evita hacer generalizaciones que comprenden otros animales que no sean los utilizados en sus experimentos.

Como es de suponerse, yo no hice los experimentos con este tipo de sapo únicamente, los he repetido de la misma manera descrita con el sapo terrestre y con el sapo acuático y he obtenido iguales resultados. Puedo añadir que, aunque únicamente he llevado a cabo algunos de estos experimentos con el sapo arbóreo, he notado que los resultados están de acuerdo con todos los otros...

Spallanzani desea ahora extender sus resultados a otros organismos, y así lleva a cabo nuevos experimentos utilizando otras clases diferentes de animales.

¿Debemos decir entonces que éste es el proceso universal de la naturaleza para todos los animales y para el hombre?

Spallanzani pregunta: «¿Puede esta generación exponerse a otros organismos, los cuales aún no se han sometido a experimentación?»

Los escasos hechos con que contamos no nos permiten lógicamente llegar a una conclusión tan general.

Spallanzani es cuidadoso al considerar la extensión de su generalización con referencia a la necesidad del contacto con el semen mismo, y no con el vapor.

Lo máximo que puede pensarse es que probablemente es así...,

Spallanzani muestra estar consciente de la naturaleza de la «prueba» científica al hacer esta afirmación.

...más aún, ya que no hay un simple hecho que indique lo contario...

es decir, no se han hecho, ni se han obtenido predicciones falsas (conclusiones falsas) en la prueba experimental de esta hipótesis.

por lo menos, se ha decidido definitivamente que la pregunta sobre la influencia de este vapor espermático en la fertilización de varias especies de animales es negativa y con toda probabilidad lo es también en cuanto a otras especies *.

Nótese la gran cautela de parte de Spallanzani en cuanto a los resultados negativos que le dan prueba definitiva, que destruye la hipótesis que se prueba, y que, sin embargo, le dan la verificación probable, más que la absoluta a la hipótesis opuesta.

Spallanzani más tarde llevó a cabo otros experimentos que le dieron mayor fuerza a los resultados que se informaron aquí. El descubrió, por ejemplo, que el semen filtrado a través de algodón, perdía gran parte de su poder fertilizador y que mientras más fino se hiciera el filtro más disminuían sus poderes. También encontró que varios pedazos de papel secante privaban al semen completamente de sus poderes de fertilización, pero la parte que permanecía en el papel, al ponerse de nuevo en agua, podía fertilizar los huevos. No obstante lo claro que es para nosotros el papel de los espermatozoides en la fertilización—un papel que queda demostrado en estos experimentos—, Spallanzani había decidido previamente, que el semen sin espermatozoides *era* capaz de llevar a cabo la fertilización y así le fue imposible deshacerse de esta creencia... aun a la luz de sus propios resultados experimentales. Esto demuestra claramente que los científicos pueden no percatarse de la solución de un problema tanto como cualquier otra persona y a menudo rehusan renunciar a las ideas preconcebidas, no importa cuánta evidencia exista de que deben abandonarlas. No fue hasta el siglo XIX que se estableció definitivamente el papel del espermatozoide en la fertilización.

3-5 LAS LIMITACIONES DE LA CIENCIA

La ciencia es por derecho propio una de las formas más productivas que tiene el hombre para tratar de entender su ambiente. Pero no es la única. El historiador trata de entender el presente y ocasionalmente trata de predecir el futuro estudiando lo que ha sucedido en el pasado. La religión trata de encontrar ciertas verdades procediendo desde el punto de vista de la fe. Los filósofos se aprovechan de la ciencia, la historia, la religión y de muchos otros conceptos del saber en el deseo de consolidar las conclusiones de cada campo en una conclusión que tenga significado.

Más aún, debemos notar que, a pesar de las muchas contribuciones de la ciencia al crecimiento intelectual del hombre, a su salud y a su bienestar general, la ciencia

* Tomado de M. L. Gabriel y S. Fogel (editores), *Great Experiments in Biology* (Englewood Cliffs, N. J.: Prentice Hall, 1955). Usado con autorización.

también tiene limitaciones muy serias. Es sorprendente que una de éstas emerge de uno de sus más grandes atributos. Como señala el filósofo George Boas:

...lo que la ciencia desea es un universo racional, con lo que quiero decir, un universo en que la razón tenga supremacía tanto sobre nuestras percepciones como sobre nuestras emociones.

Esta base racional de la ciencia experimental, arraigada por necesidad en experiencias concretas, le da su fortaleza, pero constituye también su punto débil. Al tratar únicamente con aquellos fenómenos que pueden directa o indirectamente percibirse a través de los sentidos humanos y que puedan colocarse en una situación experimental, la ciencia excluye necesariamente aquellos fenómenos que no tienen estas características. La ciencia experimental puede únicamente intentar la explicación de *cómo* ocurre un fenómeno natural, y crear hipótesis sobre sus causas. No puede especular *por qué* ocurre este fenómeno, en el sentido teleológico de la palabra.

FIG. 3-6. La ciencia es bastante inmune como esfera de acción a los llamados a las emociones de un anuncio como éste. Como individuo, no obstante, el científico es tan sensitivo a hacer juicios emocionales como cualquiera otra persona.

La base no emotiva de la ciencia es otra fuente de fortaleza que a la vez constituye un punto débil. Esto no quiere decir que el científico como individuo pueda desprenderse completamente de sus emociones. El hombre de ciencia no difiere de cualquier otro hombre en este sentido, y es vulnerable a prejuicios y debilidades. No obstante, la ciencia, como campo de ensayo y prueba, por lo menos a lo largo de su recorrido, es necesariamente objetiva y está desprovista de prejuicios emocionales. Aún así, hay momentos en que el hombre no desea que la razón tenga supremacía sobre sus emociones. No querríamos hoy en día tratar los problemas de la pobreza y la injusticia humana, sin emociones y sin ningún sentido de identificación con el problema. Sin embargo, para retener su naturaleza básica y para tener éxito al tratar con esta situación de los problemas sociales contemporáneos, la ciencia experimental tiene que actuar en esa forma.

No obstante la base lógica de la ciencia, sería un serio error causar la impresión de que los científicos siempre están en lo correcto. Esto estaría muy lejos de la verdad. El astrónomo Johannes Kepler escribió: «Cuántos rodeos he tenido que hacer, a lo largo de cuántas paredes he caminado a tientas en la obscuridad de mi ignorancia, hasta encontrar la puerta que da a la luz de la verdad». Es sumamente

dudoso, de hecho, que haya habido algún científico que no haya cometido errores. James Bryant Conant dice:

Uno podría escribir un gran volumen de los hallazgos experimentales erróneos que se han hecho en la física, la química y la bioquímica y que han sido impresos en los últimos cien años, y otro gran volumen para anotar las ideas abortivas, las teorías contradictorias y las generalizaciones del mismo período.

Por ejemplo, Lord Rutherford afirmó enérgicamente que el hombre jamás podría utilizar la energía encerrada en los núcleos atómicos. Sin embargo, pocos años después de su muerte fue detonada la primera bomba atómica. El famoso fisiólogo del siglo XIX Johannes Müller insistió en que jamás podría medirse la velocidad del impulso nervioso. Seis años más tarde Herman von Helmholtz la midió utilizando la fibra nerviosa de una rana de sólo cinco a siete y medio centímetros.

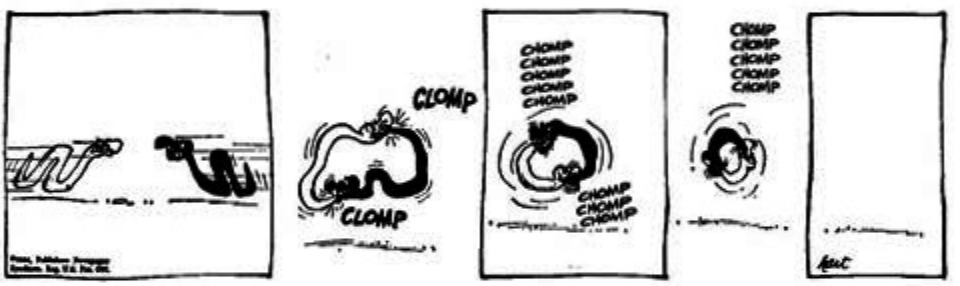


FIG. 3-7. El pensar lógicamente no lleva siempre a una conclusión «correcta». Es un hecho bien conocido que algunas serpientes pueden tragarse a otras, a veces más grandes que ellas mismas. Si se presume que la que es tragada desaparece de la vista, la situación ilustrada arriba sería una conclusión lógica. (Cortesía de Johnny Hart y Publishers Newspaper Syndicate.)

No es saludable pensar tampoco que el hombre de ciencia siempre razona correctamente. En realidad, muchos hombres de ciencia han adquirido notoriedad por sus opiniones extremas, especialmente cuando escriben sobre materias que no pertenecen a su esfera de trabajo. Más aún, si los científicos pueden estar equivocados, *también lo puede estar la ciencia.* Pregúntesele a un físico sobre el «éter», a un químico sobre el «flogisto» y a un biólogo sobre el «lamarquismo». La ciencia ha usado teorías incorrectas en el pasado, las tiene en el presente y las seguirá teniendo en el futuro. La fuerza de la ciencia no radica en su infalibilidad, ni radica en su base lógica, ya que la conclusión a que se llega de un argumento perfectamente lógico puede ser pura tontería (ver la Fig. 3-7). Más bien, radica en la naturaleza autocrítica de la ciencia—su búsqueda constante de la «verdad» y la eliminación de los errores que se establecen mediante la experimentación.

Se puede decir que la ciencia constituye una tradición de creencias racionales, continuamente sujetas a revisión y discusión. Así, en su esfera, la ciencia está separada del científico, que contribuye a su crecimiento. Como individuo, el científico es únicamente un ser humano, con todas las emociones y debilidades que son inherentes al ser humano.

El científico A. J. Lotka afirmó en 1925 que: «La ciencia no explica nada... la ciencia no tiene tales pretensiones. Toda su misión es observar fenómenos, describirlos y buscar relaciones entre ellos». Podemos añadir a esta afirmación que una verdad absoluta está más allá de lo que la ciencia pueda alcanzar. *En las ciencias, la «verdad» es una hipótesis con base firme.* Si cae esa hipótesis, una nueva «verdad» toma su lugar.

La ciencia aún puede señalarse como una manera excelente de acumular conocimientos, a pesar de sus numerosas limitaciones. En la **investigación aplicada,** el científico usa los métodos de la ciencia con el propósito de desarrollar un producto que ofrezca mayor comodidad y bienestar al ser humano. En la **investigación pura** o en la **investigación básica,** el científico busca el conocimiento, por el conocimiento mismo, sin tener en cuenta si este descubrimiento beneficiará a la humanidad o no. Es importante, sin embargo notar que *los resultados de las investigaciones básicas han contribuido al bienestar humano tanto o más que aquéllos que vienen de la investigación aplicada.* Parece ser que la ciencia es productiva por su naturaleza misma.

3-6 CONCLUSION

La ciencia puede considerarse como el conocimiento científico organizado o el proceso por el cual se llega a tal conocimiento. La ciencia experimental usa la forma de la deducción lógica en el diseño de sus experimentos. El propósito de estos experimentos es determinar la validez de las predicciones que se hacen al aceptar una hipótesis como cierta. Si el experimento se diseña correctamente, y los resultados experimentales no sostienen las predicciones, se considera que la hipótesis es falsa. Si, por el contrario, los resultados de los experimentos son los que se predijeron, se puede decir que la hipótesis ha sido apoyada *pero no probada.* La prueba absoluta que se obtiene en las matemáticas por medio de la deducción es inaccesible para la ciencia experimental. La validez de las «verdades» científicas se puede medir únicamente por medio de las probabilidades estadísticas.

El que la ciencia exija una base racional, no emocional y experimental demostrable para sus creencias, le da su mayor fuerza. Al mismo tiempo, estas exigencias limitan el alcance del trabajo científico al ambiente perceptible y manipulable. La ciencia es tan sólo una de las muchas maneras disponibles al alcance del hombre en su intento de entender el universo y el papel del hombre en el mismo.

EJERCICIOS

1. Distinga entre la investigación básica (pura) y la investigación aplicada. ¿Por qué se les debe dar apoyo a ambas?
2. Explique por qué las verdades absolutas están más allá del dominio de la ciencia.
3. Mencione algunas de las limitaciones de la ciencia.
4. ¿Por qué tiene el científico que cuidarse de no extender sus conclusiones experimentales a otros organismos que no sean aquéllos con los que trabajó?

5. En una reciente campaña presidencial algunos ingenieros y científicos notables organizaron un grupo para respaldar a uno de los candidatos. El representante del grupo hizo el siguiente anuncio:

   Cuando terminemos nuestro trabajo, cualquier individuo en la ciudad de Pittsburgh, vestido con una camisa deportiva y con una lata de cerveza en la mano, se habrá dado cuenta de que la gente más brillante de este país consideraba que era incompetente (para la presidencia). *

   ¿Qué puntos se están asumiendo en este párrafo? ¿Qué peligros ocasionaría la aceptación de este razonamiento?
6. Explique por qué la siguiente hipótesis es inaceptable para un científico: La vida se originó en otro planeta en algún punto del universo y llegó a la tierra hace millones de años dentro de un meteoro.
7. Formule una hipótesis que explique las siguientes observaciones. Entonces diseñe un experimento para probar su hipótesis.
   a) Hay más accidentes automovilísticos al caer la tarde que a cualquier otra hora del día.
   b) Al lavarse los vasos de cristal en agua de jabón caliente y ponerse boca abajo sobre una superficie fresca y plana aparecen burbujas en la parte de afuera de los vasos y se expanden asimismo hacia fuera. A los pocos segundos la situación se invierte y las burbujas bajo el borde del vaso van expandiéndose hacia dentro.
   c) Se ha observado que una de las especies de avispas que abunda en el lodo, hacen sus nidos usando barro altamente radioactivo, aun cuando la radioactividad que reciben las avispas jóvenes es suficiente para matarlas. Otro tipo de especie de avispas que abunda en el lodo, seleccionan barro que no es radioactivo para hacer sus nidos.
   d) Un ratón de la variedad A desarrolla cáncer si vive más de 18 meses. Los ratones de la variedad B no desarrollan cáncer. Si se intercambian los animales inmediatamente después del nacimiento los de la variedad A *no* desarrollan cáncer, pero sí lo desarrollan los animales de la variedad B que viven más de 18 meses.

LECTURAS SUGERIDAS

ARBER, AGNES, *The Mind and the Eye* (Cambridge: Cambridge University Press, 1964). Obra botánica notable que presenta la discusión de algunas facetas del trabajo científico. Este libro representa uno de los pocos intentos de discutir la filosofía de la ciencia utilizando ejemplos biológicos.

BRONOWSKI, J., «The Creative Process.» *Scientific American,* septiembre de 1958, p. 58. En este artículo el autor trata de demostrar que las innovaciones de la ciencia no son nada diferentes de las innovaciones en los campos de las artes o de las ciencias sociales. En todos estos casos, la innovación viene de personas que perciben una gran unidad entre situaciones diferentes.

CONANT, J. B., *On Understanding Science* (New Haven: Yale University Press, 1947). Este libro es un recuento claro y bien escrito de la naturaleza de la ciencia y su desarrollo. Usa muchos ejemplos específicos.

CONANT, J. B., *Science and Common Sense* (New Haven: Yale University Press, 1961). Este libro intenta hacer más comprensible la ciencia, demostrando cómo cierto número de científicos llegó a sus descubrimientos. Conant presenta un número de «historias de casos» de los descubrimientos científicos.

GARDNER, M., *Fads and Fallacies in the Name of Science* (New York: Dover Publications, 1957). Esta obra es un recuento interesante y bien escrito de un número de teorías pseudocientíficas, de cómo ganaron apoyo y de cómo se ha demostrado que casi todas carecen de validez. Discute «Bridey Murphy», la «Atlantis», los «platillos voladores», Lysenkoism y la percepción extrasensitiva (ESP).

* *Science*, Vol. 146, No. 3650, 1444.

HARDIN, GARRET, *Biology, Its Principles and Implications* (San Francisco: W. H. Freeman, 1961). Una discusión excelente de las hipótesis científicas, sus modificaciones, etc., así como muchos buenos ejemplos son presentados en este libro excepcionalmente bien escrito.

STANDEN, ANTHONY, *Science is a Sacred Cow* (New York: E. P. Dutton Co., 1950). Ofrece esta obra una visión rápida del concepto tradicional de la ciencia y de la infalibilidad de los científicos. Es de lectura fácil, escrito por un científico.

TATON, RENE, *Reason and Chance in Scientific Discovery* (New York: John Wiley & Sons, 1962). La obra es un recuento bien presentado del papel que juega el azar, el error y la inspiración en descubrimientos científicos, así como un análisis de la relación entre la ciencia y la cultura de nuestros tiempos. Es éste un trabajo que intriga y estimula el pensamiento.

En septiembre de 1958, el *Scientific American* dedicó sus páginas al tema «Innovation in Science». Hay muchos artículos en ese número sobre el crecimiento de varias ciencias y las condiciones bajo las cuales florece el pensamiento científico. Los artículos de este número le dan atención particular al papel que juegan la imaginación y la creatividad en lá ciencia (ver también el artículo de Bronowski).

CAPITULO 4

PROBANDO HIPOTESIS Y PREDICCIONES

4-1 INTRODUCCION

Beriberi es el nombre común que se le da a una afección degenerativa y paralizadora que sufren el hombre y otros vertebrados. Hasta hace cincuenta años, esta enfermedad era relativamente común en la población humana, especialmente en el Lejano Oriente y en sitios como Borneo y Java. Hacia fines del siglo XIX, muchos habían expresado ya sus ideas acerca de la causa que producía esta dolencia. La idea más popular consistía en que el beriberi era el resultado de una infección bacterial, pues como se sabe, éste era el período de la gran influencia de Luis Pasteur y su famosa teoría de que las enfermedades eran causadas por gérmenes. Se consideraban entonces las bacterias como los agentes causantes de todas las enfermedades humanas.

En 1893 el gobierno holandés envió una comisión a las Indias Orientales para que investigara el beriberi que abundaba allí. Uno de los miembros de esa comisión Christian Eijkman (1858-1930), hizo varias observaciones que le llevaron a formular una hipótesis con respecto a la causa de la enfermedad. Eijkman procedió a planear un experimento para probar su hipótesis. Este trabajo representa un ejemplo clásico del diseño y ejecución de un experimento.

4-2 LOS EXPERIMENTOS DE EIJKMAN

Eijkman observó que a los pollos para experimentar que se mantenían en el laboratorio se les alimentaba con una dieta que consistía casi en su totalidad de arroz descascarado. Estos pollos parecían sufrir de algo parecido al beriberi. Eijkman

decidió ver si había alguna relación entre la dieta de arroz descascarado y la incidencia del beriberi. El comenzó por formular dos hipótesis iniciales:

Hipótesis I: El beriberi es el resultado de un desorden dietético, y no se debe a una infección bacterial.

Hipótesis II: Un factor presente en la cáscara del arroz parece evitar la manifestación de este trastorno.

Eijkman pudo hacer una predicción sencilla mediante estas dos hipótesis:

Hipótesis I: *Si*... el beriberi es un trastorno dietético,...

Hipótesis II: *Si*... el beriberi es el resultado de alimentarse con arroz descascarado,...

Predicción: *entonces*... el darle arroz descascarado a los pollos debe producir esta dolencia. Por el contrario, alimentarlos con arroz con cáscaras debe mantenerlos saludables.

Para probar esta predicción, Eijkman preparó un experimento muy simple. Consiguió dos grupos de pollos normales y saludables. A un grupo lo alimentó con arroz descascarado y al otro con arroz con cáscaras. Por un período de dos semanas y bajo condiciones idénticas los pollos se mantuvieron encorralados. Al final de este período, en muchos de los pollos que estaban consumiendo arroz descascarado se desarrollaron los síntomas del beriberi. Mientras que, entre equéllos a los que se les dio arroz con cáscaras, no presentaron señales sintomáticas. Este experimento parecía apoyar la hipótesis de Eijkman de que el beriberi era un trastorno dietético.

El experimento de Eijkman, tan simple como es, presenta rasgos muy importantes. En primer lugar, este experimento fue diseñado para probar la predicción de una hipótesis preliminar. Un buen experimento es aquél que se diseña para probar una predicción específica, que el experimento puede, luego, confirmar o rechazar. Si la predicción de una hipótesis se verifica, la hipótesis puede que sea correcta aunque, según vimos en el Capítulo 3, no tiene que ser *necesariamente* así. Por otra parte, si la predicción resulta ser falsa, entonces la hipótesis en sí *debe* ser falsa. Nótese que los experimentos más concluyentes son aquéllos que a menudo desechan una predicción específica, ya que hacen posible que se rechace la hipótesis de la cual se derivó la predicción.

En segundo lugar, en su experimento Eijkman hizo uso de *controles*. En un experimento controlado, dos grupos de organismos reciben tratamiento idéntico en todo respecto a excepción de uno. El detalle en que difieren es el factor que se está estudiando, tal como el arroz con cáscaras o sin ellas en la dieta. En el experimento de Eijkman, los pollos que se alimentaban con arroz descascarado constituyen el **grupo de control,** mientras que aquellos que comían arroz con cáscaras forman el **grupo experimental.** En general, los grupos de control representan la situación normal, mientras que los grupos experimentales representan la variancia. Un grupo de control provee la base para la comparación, es decir, un

patrón que sirve para medir los cambios ocurridos en el grupo experimental.

Los experimentos científicos se diseñan generalmente para probar una sola predicción en un momento dado. Si Eijkman hubiese realizado su experimento como se describió anteriormente, pero utilizando patos en su grupo experimental y pollos en su grupo de control, esto hubiese introducido *dos variables* en su experimento: la diferencia dietética y la diferencia de organismos. Si en el grupo experimental se hubiese presentado una alta incidencia de beriberi, Eijkman hubiese tenido una gran incertidumbre sobre los resultados, incertidumbre que no tuvo al realizar el experimento de la manera en que lo hizo. Por ejemplo, podría argüirse que los patos son muy susceptibles al beriberi y que contraen la enfermedad bajo condiciones en las cuales los pollos no la adquieren. Esta no es una objección rebuscada, pues, hay enfermedades que aparecen a menudo en algunos organismos y nunca o casi nunca se presentan en otros. De tal manera, que si Eijkman hubiese usado dos tipos diferentes de organismos no hubiese podido concluir que el beriberi era una afección relacionada con la dieta.

Aunque los experimentos originales de Eijkman apoyaron su hipótesis, esto no eliminó muchas otras posibilidades. Una de estas posibilidades podría ser la de que al alimentar al animal con arroz descascarado simplemente se redujera su resistencia a las enfermedades infecciosas. De este modo, los pollos alimentados con arroz descascarado serían más susceptibles a los gérmenes del beriberi, pero únicamente contraerían la enfermedad si estos gérmenes estuvieran presentes. Aunque las investigaciones subsiguientes demostraron que esta posibilidad era incorrecta, el experimento anteriormente descrito no produjo evidencia al respecto. Más aún, Eijkman no pudo concluir de este experimento que, debido a que la dieta de arroz sin cáscaras causa beriberi en los pollos, ésta tenía que producir necesariamente el mismo efecto en otros animales. El necesitaba probar su hipótesis con relación a los seres humanos.

Normalmente es muy difícil llevar a cabo experimentos con las personas en gran escala, especialmente si las condiciones pueden causar efectos dañinos. Sin embargo, la situación ya existente ayudó a Eijkman a allanar este problema. El beriberi era muy común en las instituciones penales de Java. Eijkman ordenó que se añadiera arroz con cáscara a la dieta de los prisioneros de algunas de las cárceles donde prevalecía el beriberi. Se observó cierta mejoría, pero, aún así, los resultados no fueron concluyentes. Existía siempre la posibilidad, aunque remota, de que los prisioneros hubieran mejorado debido a algunos cambios en la porción de otros alimentos durante el período de observación. Se necesitaba, pues, un grupo de control.

Las costumbres locales brindaron afortunadamente lo que se requería. La dieta de los prisioneros en la isla de Java era muy parecida en todo, excepto en un aspecto. A pesar de que el arroz se utilizaba para todos los prisioneros, en algunas áreas se consumía arroz descascarado en vez de arroz con cáscaras. Valiéndose de la información recogida por el Supervisor del Departamento de Salud Pública en Java, Eijkman tuvo suficientes datos a la mano para su grupo de control y su grupo experimental. Los datos provenían de 100 cárceles de Java y una isla vecina. Era de gran importancia tener tantas situaciones experimentales como fuera posible. Como se vio en el Capítulo 3, mientras mayor sea el número de datos con

que se trabaje, mayor será la validez de la generalización que se haga. La información de 100 prisiones es suficiente para eliminar un número significativo de errores.

De esta muestra Eijkman obtuvo los siguientes resultados: De las 27 prisiones en donde se alimentaba a los presos con arroz con cáscara, el beriberi únicamente se encontró en una. En cambio, el beriberi se presentó en 36 de las 73 prisiones en donde el arroz descascarado constituía gran parte de la dieta. Como Eijkman encontró que, en realidad se usaban tres dietas diferentes de arroz, entonces él procedió a una nueva clasificación de las dietas:

1) arroz descascarado (con eliminación total de su cáscara o por lo menos 75% de ella),
2) arroz con cáscara (con toda su cáscara o por lo menos 75% de ella),
3) una mezcla de (1) y (2) se sirvió en algunas de las cárceles.

TABLA 4-1

DIETA QUE CONSISTE DE	% DE PERSONAS QUE CONTRAJERON BERIBERI
ARROZ DESCASCARADO	70,6
ARROZ CON CASCARA	2,7
MEZCLA DE ARROZ DESCASCARADO Y CON CASCARA	46,1

Los datos para esta nueva categoría de dietas fueron distribuidos como se ilustra en la tabla 4-1. de los datos tabulados se desprende que la hipótesis de Eijkman (de que el beriberi es producido por un factor dietético) ha sido apoyada.

Sin embargo, estos experimentos no contestaron todas las preguntas que surgieron en estas investigaciones con respecto al beriberi. Por ejemplo, algunas personas sugirieron que el arroz viejo y podrido causaba el beriberi; otros dijeron que la causa de la enfermedad era el arroz importado de Saigón y Rangún. Aún hubo quienes discutían que las condiciones antihigiénicas de varias prisiones eran la causa. Eijkman pudo contestar todas estas objeciones, y así ganó más apoyo para su hipótesis. Alimentó pollos con arroz descascarado y con cáscara de todas clases—viejo y fresco, de Saigón y las Indias Orientales. En todos los casos, el beriberi se presentó en aquellos pollos que fueron alimentados con arroz descascarado.

En atención a otras objeciones, Eijkman estudió los edificios de las prisiones número de años de su construcción, su ventilación y la concentración de hombres que había en ellos. Los resultados de los estudios de los edificios y de la ventilación pueden verse en la tabla 4-2. Se nota que no hay relación entre ninguno de estos factores y el porcentaje de personas que contrajeron el beriberi. Estos datos eliminaron muy eficazmente los factores higiénicos como causas posibles del beriberi.

Además de aquellos detalles descritos anteriormente, los experimentos de Eijkman, ilustran otros dos detalles adicionales de importancia en el análisis experimental. Eijkman usó un gran número de muestras para evitar el error *de muestreo* y además acumuló abundantes datos numéricos. La importancia de usar un gran número de muestras ha sido discutida anteriormente. La importancia de los datos numéricos merece una discusión especial.

La información recogida de observaciones o de experimentos puede ser de dos clases: *cualitativa* o *cuantitativa*. La cuantitativa es aquélla que resulta al tomar medidas, o que puede expresarse de una manera definida y precisa; generalmente se expresa en números. La cualitativa, en cambio, es aquélla que no se presta a ser expresada con números. Un ejemplo de información cualitativa sería las diferencias en la estatura de un grupo de personas expresada con los términos: «más alto», «bajito», «altísimo», etc. Las mismas diferencias expresadas en medidas de altura (como pulgadas o centímetros) sería un ejemplo de información cuantitativa.

TABLA 4-2

EDAD DE LOS EDIFICIOS	% DE PERSONAS QUE CONTRAJERON BERIBERI
40-100 AÑOS	50
21-40 AÑOS	34,4
2-20 AÑOS	45,2
VENTILACION	
BUENA	41,2
MEDIANA	72,7
DEFECTUOSA	33,3

En general, los investigadores científicos prefieren datos numéricos porque éstos pueden verificarse más fácilmente. Supóngase que se lleve a cabo un experimento con algunas plantas en las cuales se mida el crecimiento bajo diferentes grados de intensidad de la luz y los resultados se presenten así: Planta # 1 bajo luz opaca creció un poquito; Planta # 2 bajo una luz medianamente brillante creció un poquito más y la Planta # 3 creció mucho bajo una luz brillante. Estos resultados se basan en juicios subjetivos. Sería muy difícil repetir el mismo experimento y saber si los nuevos resultados estarían de acuerdo con los anteriores. Los datos podrían presentarse usando una base numérica de la siguiente manera. Planta # 1 creció 12,70 centímetros bajo una luz de 500 bujías de intensidad; Planta # 2 creció 20,32 centímetros bajo una luz de 700 bujías de intensidad; Planta # 3 creció 25,40 centímetros bajo una luz de 1000 bujías de intensidad, etc. Este tipo de datos es muy fácil de cotejar. El experimento puede repetirse, y entonces observar el grado de semejanza o diferencia entre los dos grupos de datos.

Los datos numéricos son también de gran valor debido a que hacen más aparentes las relaciones entre dos factores (como entre la intensidad de la luz y el crecimiento). En el caso anteriormente descrito, el hecho de que las plantas crezcan más, bajo mucha luz y que crezcan menos bajo poca luz se hace mucho más evidente cuando se presentan los datos en forma numérica. Aunque la información subjetiva no necesariamente obscurece tal relación, tampoco la hace más obvia.

Finalmente, los datos numéricos son valiosos debido a que hacen posible una comunicación más precisa y significante entre los científicos. Al decir que una planta crece «un poquito» o «muchísimo» puede significar cosas diferentes para diferentes personas. Y así, comienza la ambigüedad. El uso de datos numéricos evita tal ambigüedad y los resultados de los experimentos son menos dados a malas interpretaciones.

4-3 EL PAPEL DEL AZAR Y DEL «ENSAYO Y ERROR» EN EL DESCUBRIMIENTO CIENTIFICO

En este capítulo y en el anterior hemos subrayado el planteamiento lógico y preplaneado del descubrimiento científico. Esta parte es ciertamente un aspecto muy importante de la investigación científica. Pero, aún así, hay otros factores envueltos en la ciencia que no pueden llamarse lógicos o predecibles. El papel que desempeñan el azar y el «ensayo y error» en el descubrimiento científico a menudo ha sido descuidado en la discusión del procedimiento científico, pero ambos factores juegan papeles muy importantes.

El papel del «ensayo y error». Si se pone una rata en un laberinto, ésta primero busca una salida y luego otra, hasta que al final llega a la verdadera salida la que se le premia con un pedazo de queso. Si la rata no conoce este laberinto lo único que puede hacer es «ensayar y errar» hasta que encuentre la salida. Este es el método que, frecuentemente se ve forzado a usar un organismo, bien sea rata u hombre, cuando se enfrenta con la solución de un problema para el cual no hay guía o indicio definido y claro.

Consideramos el siguiente ejemplo de «ensayo y error» en la investigación científica. El Dr. Paul Müller, quien recibió el Premio Nobel en 1948 por su descubrimiento del dicloro-difenil-tricloro-etano (DDT), dijo lo siguiente en su discurso de aceptación del premio: «Después de ensayar muchas veces infructuosamente cientos de substancias diferentes, me di cuenta que no era fácil encontrar un buen insecticida de contacto». El problema consistía en encontrar una substancia que fuera letal a los insectos, pero que no causara relativamente ningún daño al hombre y a los animales. Para Müller no hubo otra solución que no fuera probar muchas substancias, unas tras otras, hasta que dio con el DDT, que parecía efectivo. El descubrimiento se hizo después de largas horas de prueba de gran variedad de compuestos.

El método de «ensayo y error» tiene una gran desventaja. Es muy ineficiente. Si el experimentador desde el principio tiene alguna pista o indicio con que pueda formular una hipótesis, podría reducir el número de experimentos que tiene que realizar. De hecho, si todo el conocimiento se consiguiera únicamente por «ensayo y error» los adelantos científicos se producirían muy lentamente.

El papel del azar. Ignorar el papel del azar en el descubrimiento científico es presentar una visión falsa de la investigación científica. Sin embargo, hay una gran diferencia entre tener «suerte» y el ser muy buen observador para aprovechar esta suerte. La historia científica está llena de «descubrimientos que se le pasaron por alto» al científico. Es decir, muchos investigadores han dado con descubrimientos importantes durante el transcurso de sus investigaciones, pero los ignoraron porque estaban buscando otra cosa. Hasta cierto punto el investigador debe estar preparado para aprehender la observación incidental.

Un caso interesante del papel del azar o suerte puede verse en los trabajos del biólogo francés Luis Pasteur (1822-1895) y el problema de la inmunización. En 1798, Edward Jenner había demostrado que los animales y los hombres podían ser inmunizados contra la viruela inyectándoseles pequeñas cantidades del material

extraído de las úlceras del ganado afectado por una enfermedad similar. Este fue un caso específico y Jenner no intentó extender su hallazgo a otras enfermedades. No obstante, para mediados del siglo XIX el problema de la aplicación general de la técnica de Jenner para inmunizar contra muchas otras enfermedades se discutía ampliamente en los círculos médicos. La pregunta era, ¿podría establecerse la inmunidad para otras enfermedades causadas por microorganismos de la misma manera que Jenner había demostrado que podía hacerse con la viruela? Pasteur había reflexionado sobre este problema por varios años, mientras trabajaba en otros campos de investigaciones. Más tarde, un suceso imprevisto, al azar, le dio la clave mediante la cual se desarrolló toda la ciencia teórica de la **inmunología.**

Pasteur había comenzado los experimentos del cólera en pollos en la primavera de 1879, pero había descontinuado su trabajo en el verano del mismo año. Al regresar a su laboratorio a principios de septiembre, los cultivos de las bacterias del cólera (que habían permanecido sin atención por varios meses) no producían la enfermedad al inyectárselos a los pollos. Se obtuvo un nuevo cultivo virulento (capaz de producir la enfermedad) y se le inoculó no sólo a nuevos pollos sino también a aquéllos que previamente habían sido inyectados con el cultivo viejo. Los nuevos pollos contrajeron la enfermedad prontamente como se esperaba. Pero, para su sorpresa, Pasteur encontró que los pollos que habían sido inoculados con el cultivo viejo no demostraron síntomas del cólera y permanecían saludables.

Como resultado de sus lecturas y de sus reflexiones acerca del problema de la inmunidad, Pasteur reconoció inmediatamente la similitud que había entre esta situación y la inmunización de los animales contra la viruela hecha por Jenner. Mas, la evidencia era muy escasa para que se llegara a una conclusión válida al respecto. Pero Pasteur era lo suficientemente perspicaz para sospechar que existía aquí un principio general aplicable. Al transferir sustancia de una viruela de una vaca a un hombre Jenner alteró la constitución humana de tal forma que hizo al hombre «inmune» a la infección de los microorganismos que causan esa enfermedad. Pasteur reconoció así que el efecto que Jenner había obtenido era la manifestación de un principio general. El cultivo bacteriano viejo que había permanecido en el laboratorio de Pasteur durante todo el verano había perdido su poder de producir los síntomas de la enfermedad en un organismo; pero retenía la capacidad de producir en el organismo, donde se inyectaba, la respuesta inmunológica que lo hacía resistente a los microorganismos virulentos del mismo tipo. Jenner había usado el término «vacuna» para referirse a la substancia que se removía de las úlceras de las vacas enfermas para inyectarla a otros animales y al hombre. Pasteur acuñó el término «vacunación» para referirse a la inmunidad creada por los mismos medios, en cualquier organismo, contra numerosas enfermedades infecciosas.

La observación incidental hecha por Pasteur le permitió dar un paso repentino, partiendo del caso específico de Jenner, para llegar al principio general biológico de que los microorganismos no vivos, causantes de enfermedades infecciosas, pueden utilizarse para producir una reacción inmunológica en los animales en que se los inyectan. Pero, por supuesto, que no fue sólo la suerte o el azar lo que favoreció el caso; el gran conocimiento que tenía Pasteur acerca de la importancia de su observación, unido a la cautela con que procedía, le hizo posible reconocer el

principio general envuelto. En otras palabras, el azar es a menudo el ingrediente que constituye la clave en el descubrimiento científico, pero raramente es suficiente de por sí, para producir una teoría o idea importante. Como el mismo Pasteur señalara: «la suerte favorece a las mentes preparadas y alertas».

4-4 HISTORIA DE UN CASO DE EXPERIMENTACION CIENTIFICA

Habiendo adquirido ya algunas ideas generales sobre el carácter y propiedades científicas de la experimentación, podemos proceder ahora a examinar un proyecto completo de investigación. Esto proveerá una mejor comprensión acerca de la manera en que la observación, el experimento y el razonamiento lógico trabajan juntos hasta llevarnos a una conclusión final. Como ejemplo tomaremos el trabajo de dos fisiólogos ingleses W. M. Bayliss y E. H. Starling. Su experimentación fue simple pero ingeniosa, y por esto, sirve como modelo excelente para ilustrar algunas de las características importantes del trabajo científico. Sin embargo, a fin de entender exactamente lo que implica el trabajo de Bayliss y Starling, es necesario primero conocer (1) la anatomía general del sistema digestivo alrededor del área del páncreas y (2) la naturaleza de la disputa entre los fisiólogos que llevó a la formulación del problema básico en las mentes de Bayliss y Starling.

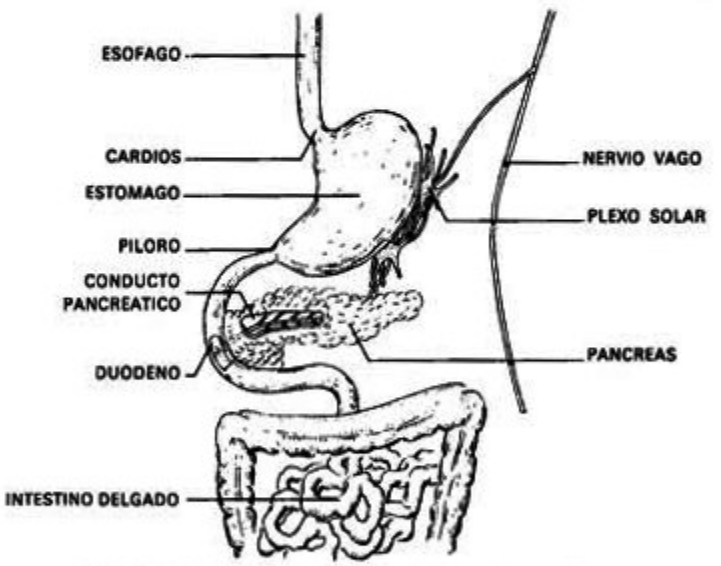


FIG. 4-1. Plan general del canal alimenticio desde el esófago hasta la parte superior del intestino delgado. También se muestra el nervio vago en la parte izquierda del cuerpo y el plexo solar, un centro reflejo para muchos órganos en la región abdominal.

A principios de este siglo, Bayliss y Starling habían descubierto que el páncreas, uno de los órganos digestivos, es estimulado para que libere sus encimas digestivas en un momento preciso, esto es mientras el alimento pasa del estómago a la parte superior del intestino delgado. La pregunta que quedaba sin contestar básicamente era «¿Cuál es el mecanismo que estimula el páncreas y lo hace liberar el jugo digestivo en ese momento preciso?».

En el proceso digestivo normal, la comida pasa de la boca al esófago, un tubo largo que lleva al estómago. La figura 4-1 ilustra la organización básica del canal alimenticio en la región del páncreas. En el punto donde el esófago se une al estómago (los **cardios),** hay un tipo de músculo especial que al contraerse, se comporta como un instrumento de cuerdas que al tirar de ellas se cierra y separa el esófago del estómago. Otra válvula en la parte baja, o sea, el **píloro,** desempeña una función semejante a la anterior, cerrando el paso del estómago a los intestinos. Dentro del estómago cerrado la comida se mezcla por la acción de los músculos del mismo estómago y se combina con los jugos gástricos secretados por las glándulas que se encuentran en las paredes estomacales. Cuando la comida está bien mezclada y parcialmente digerida, se abre la válvula pilórica. La comida pasa al **duodeno,** parte superior del intestino delgado que tiene aproximadamente 25 o 30 centímetros de largo. Al llegar aquí, la comida está en estado semisólido; a esta masa se le llama el **quimo.** En la cavidad del duodeno se abre un conducto que viene del páncreas. El páncreas produce jugos digestivos que contienen enzimas especializadas que actúan sobre cada uno de los tipos de alimentos principales: carbohidratos, grasas y proteínas. Varios minutos después que el quimo ha entrado en el duodeno, el páncreas comienza a secretar el jugo digestivo. Este jugo se mezcla con el quimo y la masa completa se mueve lentamente a través del intestino delgado.

La siguiente información estaba a la mano en el tiempo en que Bayliss y Starling comenzaron su trabajo: Si la válvula pilórica se amarraba de tal manera que los alimentos no pudieran pasar del estómago al intestino, no había secreción pancreática. Así que el paso de los alimentos al duodeno de alguna manera proveía la señal para que comenzara la secreción pancreática. También se sabía que el quimo que pasaba al duodeno era altamente ácido. Se sugirió que a esta acidez del quimo se debía el comienzo de la secreción pancreática. Los fisiólogos habían demostrado anteriormente que la introducción de ácido clorhídrico diluido en el duodeno de un animal anestesiado producía mucha actividad pancreática. Al introducir una substancia similar, pero no ácida, no se producía la actividad secretoria.

En virtud de esta información a fines del siglo XIX se expusieron dos hipótesis para explicar el mecanismo exacto por el cual, el paso del quimo por el duodeno causaba la secreción del páncreas.

Hipótesis I: El páncreas está controlado por el sistema nervioso. La entrada del alimento al duodeno estimula los terminales nerviosos en las paredes de este órgano. Estos nervios llevan un impulso a varios centros nerviosos en la médula y el cerebro. Estos centros envían de regreso la estimulación necesaria al páncreas para que éste comience la liberación del jugo digestivo. El patrón básico de este arco reflejo se ilustra en la Fig. 4-2.

Hipótesis II: La estimulación es llevada de las paredes del duodeno al páncreas por medio de un «mensajero químico» presente en la sangre. Este mensajero es producido quizás por las células en la pared del duodeno.

La evidencia para la hipótesis I procedía del trabajo de varios fisiólogos anteriores. Ellos habían demostrado que al estimular ciertos nervios, especialmente

aquéllos que provienen del llamado nervio *vago,* causaba un aumento en la secreción pancreática. Se sabía también que el vago no detenía la secreción pancreática.

Aquéllos que se adherían a la hipótesis II también tenían buena evidencia para sostener su punto de vista. Uno de los experimentos más interesantes fue realizado en Alemania alrededor de 1870. Se anestesiaron dos perros y se les unió de tal manera, que, sus sistemas circulatorios quedaron interconectados. Cuando fue puesto al descubierto el duodeno de uno de estos perros y se le inyectó ácido clorhídrico, el páncreas de ambos animales empezó a secretar jugo pancreático. Como el sistema nervioso de ambos perros no estaba intercomunicado, el resultado experimental era una buena indicación de que el mensajero sanguíneo era el responsable del comienzo de la secreción pancreática.

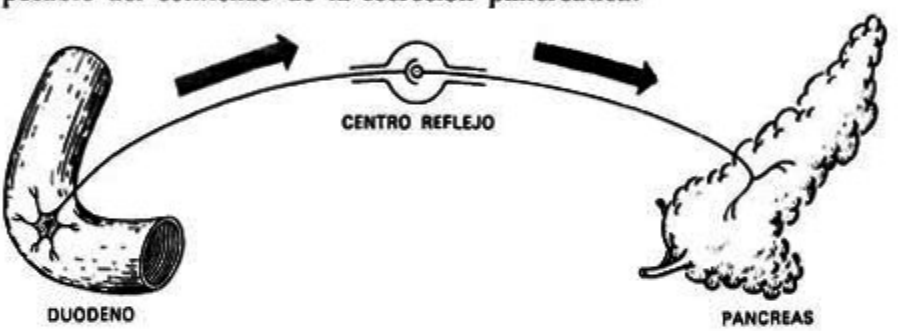


FIG. 4-2. Esta representación esquemática se refiere específicamente a la idea hipotética que se tenía sobre el reflejo antes del trabajo de Bayliss y Starling. Un terminal nervioso va desde el duodeno hasta un ganglio (centro reflejo), tal como lo es el plexo solar. De ahí, el mensaje se envía a los nervios específicos que van a otros órganos, en este caso el páncreas. El centro reflejo se comporta como una central telefónica.

Con dos hipótesis contradictorias para explicar el mismo fenómeno, existía la necesidad de realizar un experimento crucial, es decir, uno que desmintiera una de las hipótesis. Se recuerda el Capítulo 3, un experimento crucial es aquél que se basa en el punto de desacuerdo entre dos hipótesis rivales. Si tales hipótesis se comparan punto por punto y se busca un punto donde cada hipótesis dé una predicción diferente, entonces se puede diseñar un experimento alrededor de este punto de diferencia. Bayliss y Starling diseñaron una prueba de ese tipo. Razonaron así:

Hipótesis: *Si...* el páncreas es estimulado por substancias químicas en la sangre más bien que por reflejos nerviosos centrales o periféricos...

Predicción: *entonces...* la remoción de todos los ganglios y el corte de todas las vías nerviosas posibles entre el duodeno y el páncreas no debe causar interferencia en la secreción pancreática cuando se introduce ácido en el duodeno.

Este era el punto de diferencia entre las dos hipótesis, ya que de acuerdo con la hipótesis I, si todos los conductos nerviosos que inervan al duodeno se cortaran, al inyectar ácido no se debía producir la secreción pancreática normal.

En 1902 Bayliss y Starling llevaron a cabo su experimento crucial. Abrieron el abdomen de un animal anestesiado, removieron todos los nervios del duodeno y todas sus inervaciones nerviosas, cortando además, el nervio vago en ambos lados del cuerpo. Cuidadosamente amarraron dos secciones del duodeno de tal manera que el mismo ya no estaba en comunicación con ninguna otra parte del canal digestivo y estaba ligado al resto del cuerpo únicamente a través de las venas y las arterias. Se insertó un tubo de cristal dentro del conducto pancreático con un extremo hacia fuera del animal para que el número de gotas de jugo pancreático secretado en una unidad de tiempo, se fuera registrando en un tambor rotativo llamado **quimógrafo.** Este arreglo experimental está representado en un diagrama, Fig. 4-3.

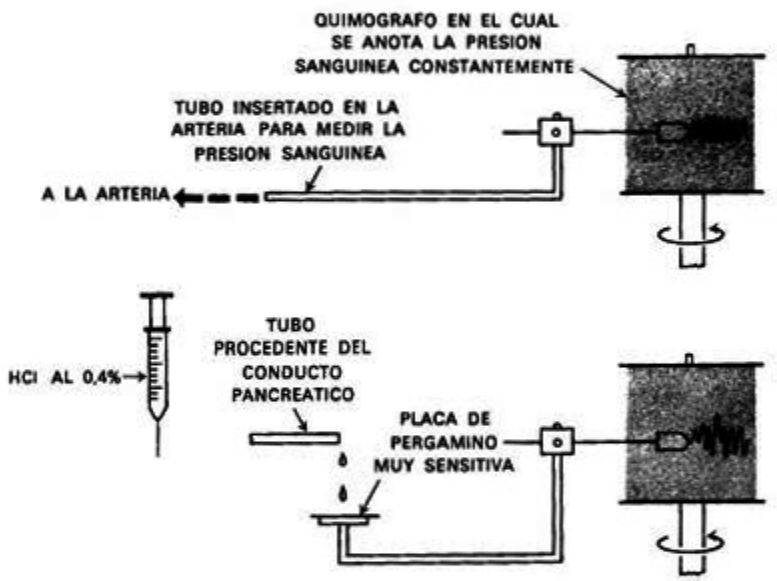


FIG. 4-3. Arreglo experimental de Bayliss y Starling. La inyección de una solución ácida en el duodeno produce la secreción del jugo pancreático, el cual se va midiendo en el quimógrafo en la parte inferior a la derecha. Todas las conecciones entre el duodeno y el resto del cuerpo se cortaron con excepción de las arterias y venas.

Para asegurarse en contra de posibles errores, Bayliss y Starling tomaron la precaución de anotar en un quimógrafo separado la presión sanguínea del animal. Es de importancia entender por qué este paso era necesario. Para que los órganos funcionen normalmente es necesario que la sangre fluya por ellos con cierta presión; si la presión disminuye, los materiales que van en la sangre no se mueven de los capilares a los tejidos con la velocidad necesaria y se afecta la actividad fisiológica de estos tejidos. Si la presión sanguínea del animal bajara durante el curso del experimento, se esperaría que la cantidad de jugo pancreático producido también bajara. Si se lleva un récord de la presión sanguínea del animal sometido al experimento, el investigador puede saber cuándo una disminución en jugo pancreático se debe a la disminución en la presión y cuándo se debe a las condiciones experimentales.

Al inyectar una pequeña cantidad de HCl diluido al (0,4%) dentro de la porción aislada del duodeno, Bayliss y Starling, encontraron que después de una pausa de varios minutos, el páncreas empezó a secretar jugo digestivo a una velocidad bastante alta. Parecía que el estímulo era llevado al páncreas a través de la sangre y no a través de un conducto nervioso.

Bayliss y Starling anotaron como control la secreción pancreática de un animal anestesiado cuyas conecciones nerviosas entre el duodeno y el páncreas se habían dejado intactas. La velocidad de producción del jugo digestivo al introducir HCl al 0,4% en el duodeno sirvió de referencia para la comparación con la velocidad observada en el animal sometido a experimento. Nótese que la diferencia fundamental entre los animales bajo experimento y los de control era la ausencia o presencia de la conección nerviosa entre el duodeno y el páncreas. Así mismo, una semejanza en las velocidades de secreción entre los dos animales indicaría que los impulsos nerviosos no eran el factor principal que producía la activación del páncreas, porque *si* los conductos nerviosos eran los que ocasionaban la activación del páncreas, *entonces* la velocidad del flujo debía ser mayor en aquellos animales intactos (de control) que en los animales experimentales (de nervios cortados). Como la velocidad en el flujo del jugo pancreático resultó ser la misma, Bayliss y Starling concluyeron que era posible explicar la estimulación pancreática por otros mecanismos que no eran nerviosos. Así quedó anulada la hipótesis I y la hipótesis II fue apoyada.

Pero esto no constituyó la prueba definitiva para la hipótesis II. Una vez que la hipótesis de la conducción nerviosa quedó descartada, una parte muy impotante dentro del trabajo de Bayliss y Starling se tornaba imperativa. Consistía, ésta, en demostrar exactamente qué clase de mensajero era ese que existía en la sangre, dónde se producía y cómo se operaban sus efectos. Estos problemas formaron la base de la subsiguiente fase de su investigación científica.

Se sabía que una inyección de ácido clorhídrico en la sangre no aumentaba la velocidad de la secreción pancreática. Esto indicaba que el ácido en sí no era el estímulo inmediato. Bayliss y Starling concentraron su atención, entonces, en el tejido de la pared del duodeno y del resto del intestino. Como el quimo, la masa ácida proveniente del estómago, al entrar al duodeno toca el revistimiento epitelial que compone la pared del duodeno, sería razonable considerar que quizás este quimo estimulaba la producción de alguna substancia química en las células de las paredes intestinales. Este mensajero químico, era conducido por la corriente sanguínea hasta el páncreas dónde actuaba como estímulo para la liberación de jugos digestivos por este órgano.

Los investigadores probaron esta hipótesis de la siguiente manera. Removieron células epiteliales del revestimiento interior del duodeno y del intestino y las mezclaron con ácido clorhídrico. Luego, filtraron este extracto y lo inyectaron en la corriente sanguínea. Después de uno o dos minutos se recogió una secreción enorme de jugo pancreático, lo que indicó que la acción del ácido sobre las células epiteliales causó la formación de la substancia mensajera que entró en la sangre. Aunque esta substancia fue llevada a todos los tejidos, ésta sólo extimuló las células del páncreas. Bayliss y Starling les llamaron a esta substancia **secretina.** Hoy en día se sabe que la secretina es una de las **hormonas** que actúa de esta manera en

general. Una hormona es un mensajero químico producido por una parte del cuerpo (generalmente una **glándula endocrina**) y que ejerce influencia sobre otra región específica. En este caso, algunas células del duodeno constituyen una glándula endocrina que produce la hormona secretina.

Investigaciones más amplias demostraron que si se removían células de las secciones inferiores del intestino delgado y se mezclaban con ácido, la magnitud de su efecto sobre el páncreas disminuía. Siendo así, las partes más distantes del intestino delgado no producían ninguna secreción cuando se ponían en contacto con ácido clorhídrico. Para explicar exactamente cómo puede suceder esto, Bayliss y Starling supusieron que las células de las partes superiores del intestino delgado contenían, en gran cantidad, una substancia llamada *prosecretina* que se convertía en secretina por la acción del ácido clorhídrico en las células. Esto puede expresarse así:

PROSECRETINA + ACIDO CLORHIDRICO → SECRETINA.

A medida que se descendía a lo largo del intestino, las células contenían menos prosecretina y por lo tanto, menos secretina se producía al estimularlas con ácido clorhídrico. Finalmente, las células de las partes más bajas del intestino no contenían prosecretina alguna y, por lo tanto, no podían funcionar como una glándula capaz de producir hormonas. Era lógico que la región más activa del intestino fuera el duodeno, región más cercana al estómago. Allí la masa ácida —el quimo— ejerce su mayor efecto y causa así la secreción rápida del jugo digestivo del páncreas.

El trabajo de Bayliss y Starling puso punto final a esta controversia tan larga, razón por la cual, dicha investigación es de gran importancia en la historia de la fisiología. Además, destaca muchas de las particularidades de la labor científica. Consideremos algunas de las características principales que este trabajo experimental destaca.

1) La controversia existente llevó a Bayliss y Starling a realizar su trabajo. Esta controversia surgió entre dos hipótesis opuestas, de las cuales, ambas podían explicar el fenómeno de la secreción pancreática en una forma aceptable. Al comparar ambas hipótesis punto por punto, Bayliss y Starling pudieron encontrar un área en la cual una teoría predecía un resultado, mientras que la otra predecía algo diferente. De este modo, ellos fueron capaces de organizar un experimento crucial que sirvió para resolver la controversia. En otras palabras, ellos formularon su razonamiento de tal manera que figurara *una sola interrogante* en el diseño experimental: ¿Secretaría el páncreas jugo digestivo si se eliminara toda conección entre el duodeno y el resto del animal excepto la que hay a través de la corriente sanguínea?.

2) Los investigadores fueron capaces de ampliar sus experimentos para contestar más de una pregunta. Ellos pudieron sugerir un mecanismo fisiológico por el cual la masa ácida del alimento proveniente del estómago —el quimo— de hecho producía la estimulación del páncreas a través de la corriente sanguínea. Esto aumentaba el valor de sus hallazgos originales en el experimento crucial, debido a que ofrecía un sustituto para la hipótesis de la conducción nerviosa, cierto tipo de explicación química que estaba de acuerdo también con sus hallazgos. Esta

es una de las características importantes de la experimentación científica. No es suficiente con destruir una vieja hipótesis; es también necesario ampliar suficientemente el trabajo para poder ofrecer algún tipo de sustituto teórico que esté de acuerdo con los datos a mano. En otras palabras, un experimento crucial no sólo debe explicar los hechos ya observados, sino también cualquier otro nuevo hallazgo que la vieja hipótesis no podía explicar.

3) Bayliss y Starling planearon su experimento del tal manera que los datos se obtuvieron precisa y cuantitativamente. Mediante el uso de la placa de pergamino y el cilindro giratorio les fue posible registrar exactamente el número de gotas de jugo digestivo que el páncreas secretó bajo diferentes condiciones experimentales. Además, ellos tomaron la precaución de anotar la presión sanguínea, de tal manera que fuera posible explicar cualquier cambio que este factor pudiera causar. Trataron, asímismo, de no descuidar ningún aspecto que pudiese disminuir el significado de los hallazgos principales.

4) Los investigadores introdujeron un factor de control, esto es, un animal en el cual se dejaron intactas las conecciones entre el duodeno y el páncreas. De esta manera se podía comparar la velocidad del flujo del jugo pancreático en animales con los nervios cortados y aquéllos con los nervios intactos. El control era sumamente importante, en este caso, ya que el propósito fundamental de este trabajo era demostrar que el reflejo nervioso no era la causa principal de la secreción pancreática. *

4-5 CONCLUSION

En este capítulo, hemos obtenido una percepción clara sobre la naturaleza de los experimentos científicos, sus características y su diseño. Estas características discutidas no son las únicas que se encuentran en los buenos experimentos, tampoco, *necesariamente*, todos los buenos experimentos tienen estas características. Pero todos estos experimentos tienen características en común. Sería de gran importancia que buscáramos estas características en otros experimentos que se discutirán más adelante en este libro. La validez de los resultados experimentales depende del grado con que se cumplen los criterios más importantes del diseño experimental.

EJERCICIOS

1. ¿Cuál es la relación entre una hipótesis y un experimento?
2. ¿Qué es un experimento controlado? ¿Por qué es esencial tener control cada vez que sea posible en un trabajo experimental? Haga una lista de las características más importantes de un experimento controlado.

---

* Para hacer un análisis completo del trabajo de Bayliss y Starling, se sugiere que el estudiante lea una versión abreviada de la publicación original en 1902, la cual se encuentra en la lista al final de este capítulo. Esta publicación podría servirle al lector como modelo para el formato de un artículo científico.

3. Un biólogo encuentra que al remover el órgano A, una glándula endocrina de un mamífero adulto causa que los órganos B y C dejen de funcionar. El órgano B es también una glándula endocrina. Las tres explicaciones posibles para este hecho, que se han representado en el diagrama a continuación. (El símbolo A → B, quiere decir «A es necesario para B», etc.).

A → B → C A → C → B

Diseñe un experimento o experimentos que pongan a prueba estas posibilidades y que nos permitan distinguir entre ellas.

4. Para dar validez a sus experimentos, un científico quería probar la efectividad de una vacuna. Se fue a una aldea cuya población estaba compuesta de un 50% de nativos y 50% de personas de otra raza. Se suponía que la vacuna podía prevenir cierta enfermedad a la cual la aldea entera era suceptible. ¿Cuál de las siguientes pruebas debió hacer el científico para probar el suero de una manera válida?
   a) Vacunar a los nativos pero no a los otros habitantes y observar los resultados.
   b) Vacunar a los otros habitantes y no a los nativos y observar los resultados.
   c) Aplicar la vacuna a los nativos y una solución de sal inocua a los otros habitantes y observar los resultados.
   d) Aplicar la vacuna a la mitad de los nativos y a la mitad de los otros habitantes y darles a las respectivas mitades una solución de sal innocua.
   e) Usted no puede llevar a cabo un experimento controlado válido con seres humanos porque éstos son muy complejos.

5. De las siguientes observaciones experimentales obtenidas de un experimento sobre la nutrición mineral en plantas, trate de llegar a una conclusión con respecto al factor o factores necesarios para el desarrollo de clorofila en las plantas verdes.

   Observación 1. Las plantas que crecieron en terreno que contenía cloruro y magnesio y suficiente luz, se pusieron verdes.

   Observación 2. Las plantas que crecieron en un terreno que contenía cloruro, pero sin magnesio y que fueron expuestas a la luz, permanecieron descoloridas.

   Observación 3. Las plantas crecidas en terreno que contenía cloruro y magnesio, pero que se mantuvieron en la obscuridad, permanecieron descoloridas.

   Observación 4. Las plantas desarrolladas en terreno que contenía magnesio pero no contenía cloruro y fueron expuestas a la luz, se pusieron verdes.

   Observación 5. Las plantas desarrolladas en terreno que contenía cloruro pero no magnesio, y que se mantuvieron en la obscuridad, permanecieron descoloridas.

   Observación 6. Las plantas que crecieron en terreno que no contenía ni magnesio ni cloruro pero fueron expuestas a la luz, permanecieron descoloridas.

   Observación 7. Las plantas que crecieron en terreno que contenía magnesio pero no contenía cloruro y se mantuvieron en la obscuridad, permanecieron descoloridas.

   Observación 8. Las plantas que crecieron en terreno que no contenía ni cloruro ni magnesio, y que permanecieron en la obscuridad, permanecieron descoloridas.

   Conclusión: El factor (o factores) necesarios para que se desarrolle la clorofila como puede juzgarse de los experimentos anteriores son:...

6. Hace varios años se llevó a cabo un número de experimentos psicológicos con «una droga capaz de expandir el pensamiento consciente» llamada psilocibina. Esta droga, un extracto de cierto hongo, agudiza los sentidos, hace a la persona más consciente de sus alrededores y se supone que le da a cada individuo un entendimiento más profundo de sí mismo. Para medir los efectos de esta droga, varias personas, incluyendo el mismo investigador, habrían de tomar una dosis simultáneamente. Los investigadores alegaban que únicamente cuando el experimentador estuviera también bajo la influencia de la droga sería capaz de juzgar las respuestas de los sujetos.

Discuta en qué manera o maneras tal experimento fracasa al tratar de llenar los requisitos de un experimento científico válido.

7. Un grupo de científicos quería saber qué factor o factores son la causa de que las ratas sean susceptibles a ciertas enfermedades causadas por los virus.

Hipótesis: La dieta es el factor responsable de la susceptibilidad a esta enfermedad causada por un virus en particular.

Proceso Experimental: Se prepararon 6 jaulas, cada una de las cuales servía de encierro a 20 ratas de laboratorio que se tomaron al azar del cuarto en donde estaban. Se preparó una dieta especial, que contenía una cantidad adecuada de carbohidratos, grasa, proteínas, vitaminas y minerales. Se sometió a las ratas en las seis jaulas a los siguientes regímenes alimenticios:

Jaula A — A estas 20 ratas se les alimentó con la dieta especial (F).
Jaula B — A estas 20 ratas se les dio la dieta especial (F) pero omitiendo los carbohidratos.
Jaula C — A estas otras 20 ratas se les dio la dieta especial (F) pero omitiendo tanto grasas como carbohidrátos.
Jaula D — A estas 20 ratas se les dio una dieta que contenía vitaminas y minerales únicamente.
Jaula E — A estas 20 ratas se les dio una dieta que contenía minerales únicamente.
Jaula F — Estas 20 ratas no recibieron alimento alguno.

Evalúe cada uno de los hechos o resultados (I a IV) a base de las siguientes consideraciones:

a) ¿Es éste un paso lógico en el proceso experimental?
b) ¿Hay control adecuado de todas las variables o se introducen variables adicionales?
c) ¿Es el resultado observado, si hay algún resultado, lo que se esperaba o no?
d) ¿Está este acontecimiento relacionado con el éxito o fracaso del experimento?

I. Las ratas que se usaron para introducir el virus a las jaulas A, B, C, D y E se cazaron en el vertedero municipal y luego se pusieron en las jaulas tan pronto como demostraron síntomas del virus V.

II. Las ratas en las jaulas E y F fueron las que perdieron peso más rápidamente, pero no demostraron síntomas de virus V.

III. Las ratas en la jaula F sobrevivieron a todas las ratas en la otras jaulas.

IV. Se proveyó agua y temperatura adecuada a todas las ratas en cada una de las seis jaulas.

LECTURAS SUGERIDAS

Bayliss, W. M., y E. H. Starling, «The Mechanism of Pancreatic Secretion». *Journal of Physiology* **28**: 325-353. Reimpreso en *Great Experiments in Biology*, M. L. Gabriel y S. Fogel, editores (Englewood Cliffs, N. J.: Prentice-Hall, 1955), pp. 60-64. Esta es una reimpresión del trabajo de Bayliss y Starling, un poco abreviado. Proporciona mucha comprensión sobre cómo diseñaron ellos el experimento crucial.

DUBOS, RENE, *Louis Pasteur, Free Lance of Science* (Boston: Little, Brown & Co., 1950). Esta biografía y la versión corta en rústica, *Pasteur and Modern Science* (New York: Anchor Books, 1960), proveen mayor penetración y entendimiento sobre las muchas áreas de investigación en el trabajo de Pasteur y su solución e interpretación de los problemas experimentales. Ambos libros están muy bien escritos, e ilustran la parte que juegan el azar y la suerte, que, en este caso, unidos al genio de Pasteur, llevaron a tantos descubrimientos importantes.

GOLDSTEIN, PHILIP, *How to do an experiment* (New York: Harcourt, Brace, 1957).

YOUDEN, W. C. J., *Experimentation and Measurement* (Washington: NSTA Books, 1962). Es un libro muy valioso y bien organizado que contiene mucha información sobre el diseño de experimentos y la manipulación de los datos biológicos.

CAPITULO 5

EL ANALISIS Y LA INTERPRETACION DE DATOS

5-1 INTRODUCCION

Para el científico es tan importante coleccionar los datos, como extraer de ellos la información significativa que puedan contener los datos. Una gran colección de datos es de un valor limitado si no está organizada de tal manera que muestre las relaciones importantes. Por ejemplo, las muestras tomadas al azar, de la edad y estatura de una población de seres humanos, no muestran la relación que existe entre estos factores. Se puede obtener una mayor información al agrupar las edades en una columna con las correspondientes estaturas en la otra. Esto mostraría, por ejemplo, las edades en las que el crecimiento ocurre más rápidamente, lo mismo que las edades en las que el crecimiento disminuye o cesa.

A fin de extraer de sus medidas tanta información como sea posible, los científicos someten sus datos a muchas clases de análisis. Pueden organizar sus datos en tablas o en gráficas, o someterlos a procesos matemáticos específicos conocidos como análisis estadístico. Estas manipulaciones brindan al investigador una comprensión más completa de sus resultados experimentales y de los principios científicos envueltos. En este capítulo se discutirán algunos de los procedimientos de la manipulación de los datos y se ilustrará la gran importancia que tienen estos métodos en el trabajo científico.

5-2 SISTEMA DE REFERENCIA EN DATOS BIOLOGICOS

Las medidas son la base de una aproximación cuantitativa en la biología. Cualquier sistema de medida establece un sistema básico de referencias dentro del cual se pueden hacer comparaciones. Aunque en algunos países las unidades lineares más comunes son la pulgada, el pie, la yarda y la milla, el sistema métrico que discutiremos más adelante es el más utilizado. Dentro de este sistema de referencias,

las comparaciones de distancia se pueden hacer en una forma relativamente fácil, porque estas unidades de medida son familiares a todo el mundo.

Una sola unidad de distancia generalmente no se puede aplicar convenientemente en todas las situaciones posibles. Se deben emplear unidades diferentes al hacer diferentes tipos de mediciones. Por ejemplo, los astrónomos utilizan el *año luz* como la unidad básica para medir distancias fuera de nuestro sistema solar. Un año luz es la distancia que puede viajar la luz durante un año. La distancia a la estrella más cercana (Alfa Centauro) se puede expresar convenientemente como 4,4 años luz, mientras que si se expresara en términos de kilómetros, la cifra sería sumamente incómoda para trabajar con ella.* En una forma similar, los científicos en otros campos usan unidades diferentes para calcular la distancia, el volumen o el peso; la selección depende de las magnitudes que se quieran medir. Generalmente una unidad se puede convertir en otra, si es necesario. Por ejemplo, una año luz *se puede* expresar en términos de kilómetros si así se desea. El sistema de referencias más conveniente es aquel en el que las unidades se pueden interconvertir fácilmente.

Casi todos los científicos utilizan el **sistema métrico** para medir. En el sistema métrico, la unidad patrón de las medidas de longitud es el **metro,** que es equivalente a 39,37 pulgadas. La unidad patrón de las medidas de peso es el **gramo,** que es lo que pesa un milílitro de agua a una temperatura de 4° C. La unidad patrón de volumen es el **litro** aproximadamente equivalente a 1,06 cuartos.

El sistema métrico tiene dos ventajas importantes sobre el sistema inglés. Primero, todas las unidades están divididas y subdivididas en décimos. De este modo, un litro tiene 10 decílitros, o 1.000 milílitros. En forma similar, un metro tiene 10 decímetros, 100 centímetros o 1.000 milímetros, y un gramo tiene 10 decígramos, 100 centígramos o 1.000 miligramos.

Una segunda ventaja de este sistema es que las unidades se pueden convertir fácilmente de un tipo de medida a otro; entonces, la medida de capacidad 1.000 (ml.) es igual a la medida de volumen 1.000,027 centímetros cúbicos (cc. o cms.^{3}), y así sucesivamente. Por propósitos prácticos, 1.000 milílitros se consideran iguales a 1.000 cms.^{3}. Esta flexibilidad simplifica enormemente los cálculos de rutina.

Una de las cosas que más ayudan en el sistema métrico es que los nombres de las unidades son, hasta cierto punto, *descriptivos* de los valores de las unidades. Por ejemplo, un cm. es una centésima del metro (de la palabra latina *centum* que significa «ciento»), y un milímetro es una milésima del metro (de la palabra latina *mille* que quiere decir «mil»). El prefijo *micro,* que literalmente significa pequeño, ha llegado a indicar una millonésima; por lo tanto un microgramo sería una millonésima de gramo. El prefijo griego *kilo* que indica «mil» se utiliza en un sentido múltiple y no fraccionario. Por lo tanto, un kilómetro es igual a 1.000 metros y un kilogramo igual a 1.000 gramos. La tabla 5-1 hace una comparación de algunas de las principales unidades métricas. En la columna de la derecha de la tabla están los equivalentes ingleses para la mayor parte de estas unidades métricas.

---

* La luz viaja a unas 9.443.770.560.000 kms. por año. Esto equivale a decir que la estrella más cercana está a 41.552.589.820.000 kms., un número tan engorroso que casi no tiene sentido.

TABLA 5-1 UNIDADES PRINCIPALES DEL SISTEMA METRICO

MEDIDAS DE LONGITUD		SIMBOLO	EQUIVALENTE INGLES
1 KILOMETRO	= 1.000 METROS	km.	0,62137 MILLAS
1 METRO	= 10 DECIMETROS	m.	39,37 PULGADAS
1 DECIMETRO	= 10 CENTIMETROS	dm.	3,937 PULGADAS
1 CENTIMETRO	= 10 MILIMETROS	cm.	0,3837 PULGADAS
1 MILIMETRO	= 1.000 MICRAS	mm.	
1 MICRA	= 1/1.000 DE MILIMETRO O 1.000 MILIMICRAS	μ	NO HAY UN EQUIVA-
1 MILIMICRA	= 10 UNIDADES ANGSTROM	mμ	LENTE EN INGLES
1 UNIDAD ANGSTROM	= 1/100,000,000 CENTIMETROS	Å	
MEDIDAS DE CAPACIDAD			
1 KILOLITRO	= 1.000 LITROS	kl.	35,15 PIES CUBICOS O 264,16 GALONES
1 LITRO	= 10 DECILITROS	l.	61,025 PULGADAS CUBICAS
1 DECILITRO	= 100 MILILITROS	dl.	0,03 ONZAS LIQUIDAS
1 MILILITRO	= VOLUMEN DE 1 g DE AGUA A TEMPERATURA Y PRESION NORMALES	ml.	
MEDIDAS DE PESO			
1 KILOGRAMO	= 1.000 GRAMOS	kg.	2,2046 LIBRAS
1 GRAMO	= 100 CENTIGRAMOS	g.	15,432 GRANOS
1 CENTIGRAMO	= 10 MILIGRAMOS	cg.	0,1543 GRANOS
1 MILIGRAMO	= 1/1.000 GRAMOS	mg.	MAS O MENOS 0,01 GRANO
MEDIDAS DE VOLUMEN			
1 METRO CUBICO	= 1.000 DECIMETROS CUBICOS	m^3	
1 DECIMETRO CUBICO	= 1.000 CENTIMETROS CUBICOS	dm^3	
1 CENTIMETRO CUBICO	= 1.000 MILIMETROS CUBICOS	cm^3	
1 MILIMETRO CUBICO	= 1 MILILITRO	mm^3	

Las escalas de temperatura que utilizan los científicos, como los patrones de masa, volumen y distancia, son diferentes al sistema tradicional Fahrenheit. La tabla 5-2 muestra tres escalas de temperatura que hoy se utilizan comúnmente. En la vida diaria, la mayoría del pueblo norteamericano utiliza la escala Fahrenheit. Los científicos utilizan más frecuentemente el sistema centígrado. Este tiene la ventaja de estar basado en unidades de 10—hay 100 grados entre el punto de ebullición y el punto de congelación del agua. La escala absoluta o Kelvin (K) también se utiliza frecuentemente en trabajos científicos, para temperaturas que están por debajo del límite normal encontrado en la mayoría de las situaciones. En el apéndice 1 se dan unas fórmulas sencillas para la conversión de una escala de temperatura en otra.

TABLA 5-2 COMPARACION DE LOS SISTEMAS DE TEMPERATURA

	°F	°C	°K
PUNTO DE EBULLICION DEL AGUA	212	100	373
	↑ 180°	↑ 100°	↑ 100°
PUNTO DE CONGELACION DEL AGUA	32	0	273
	↓	↓	↓
TEMPERATURA MAS BAJA DEL UNIVERSO	—459	—273	0

5-3 LAS CURVAS NORMALES Y EL ANALISIS DE DISTRIBUCIONES

En Biología, muchos tipos de medidas envuelven el muestreo de pequeñas cantidades de datos obtenidos de las grandes cantidades que potencialmente existen y se podrían obtener. Por ejemplo, sería imposible, desde un punto de vista práctico, medir la estatura de todos los seres humanos en una gran ciudad, para determinar la estatura promedio de la población de esa ciudad. No solamente sería un procedimiento laborioso, y que consumiría una gran cantidad de tiempo, sino que también sería innecesario, puesto que escogiendo muestras individuales entre el total de la población, se pueden obtener resultados bastante exactos, con un mínimo de esfuerzo. Esto quiere decir que si se saca la muestra en forma **imparcial** (o sea, que si todos los individuos no se toman de una misma vecindad o de un grupo de las mismas edades), la estatura promedio que se calcula tomando una fracción de la población total, debe ser bastante cercana a la de toda la población. De este modo, las medidas de la estatura de mil hombres entre los 25 y 35 años de edad, en una población de 500.000 habitantes, deben ser equivalentes a las que se encuentran en todos los hombres de la misma edad en toda la población. Sin embargo, uno de los mayores problemas en cualquier técnica de muestreo, es la posibilidad de que las pocas medidas escogidas estén **parcializadas**—es decir, que no sean representativas de toda la población. Hay muchas maneras de determinar el grado de parcialidad que afecta la validez de los datos del muestreo. En esta sección se discutirán algunos de los métodos que se utilizan para la manipulación de estos datos. Sin embargo, consideremos primeramente cómo se hace el muestreo y cómo se convierten a una forma útil los primeros datos recogidos fuera o dentro del laboratorio.

Hace muchos años un grupo de biólogos se dedicó a medir un rasgo específico, la longitud de la cola en dos especies de ratones íntimamente relacionadas (género *Peromyscus*). Ellos sospecharon, basados en reportes previos, que las dos poblaciones presentaban diferencias en esta característica, y quisieron saber si esta diferencia era estadísticamente significativa. En el primer intento de colección de la información se obtuvieron solamente 15 especímenes de la población A. Aunque ésta fue una muestra pequeña, los animales se trajeron al laboratorio y se midieron las longitudes de sus colas. Los valores obtenidos se muestran en la Fig. 5-3.

Nótese que para obtener una mayor exactitud cada animal fue medido por tres observadores diferentes. Las pequeñas discrepancias en los valores registrados para cada animal reflejan un tipo de error que inevitablemente ocurre cuando se hacen medidas de este tipo. En todas las mediciones que se hacen hay implícito algún elemento de estimación (por ejemplo, ¿en dónde se comenzaría a medir la cola de un ratón?), y por lo tanto siempre surgirán algunas diferencias. A pesar del hecho de que las medidas son objetivas y cuantitativas, hay envuelto en ellas un juicio humano y por lo tanto un elemento de subjetividad. Cuando surgen grandes discrepancias entre los datos, es importante saber si estas discrepancias representan una medida válida de alguna diferencia encontrada en la realidad, o si son el resultado de un error en las mediciones. Por ejemplo, el observador 2 dio un valor de 50,9 milímetros para el animal 10 mientras que los observadores 1 y 3 dieron 60,8 y 60,7 respectivamente. En este caso, con 3 observadores chequeando cada objeto, tendríamos bastante seguridad al concluir que el valor de 50,9 fue un error. Sin embargo, si tuviéramos solamente los datos del observador 2 para trabajar con ellos, no sería tan fácil descartar la medida sospechosa. El valor bajo de 50,9 (comparado con los otros 14 animales) podría deberse a mutiliación (en cuyo caso sería descartado como atípico) o una mutación (en cuyo caso tendría un valor estadístico para el biólogo). Consideramos por propósitos estadísticos más amplios, solamente los datos reunidos por el observador 1, veamos qué información se puede obtener de estas medidas.

TABLA 5-3

ANIMAL NUMERO	LONGITUD DE LA COLA, mm		
	OBSERVADOR 1	OBSERVADOR 2	OBSERVADOR 3
1	60,5	60,2	60,3
2	61,0	59,9	61,1
3	62,2	62,0	63,0
4	68,1	68,0	67,9
5	60,7	60,6	60,2
6	58,3	58,4	58,5
7	66,6	66,0	66,3
8	56,7	56,6	56,6
9	62,5	62,6	62,5
10	60,8	50,9	60,7
11	58,0	58,2	58,1
12	54,5	54,5	54,5
13	56,7	56,2	56,1
14	58,9	58,8	58,7
15	60,2	60,3	60,2

Hay un gran número de modos de analizar los datos y verificar su validez. Un paso importante en el análisis es calcular el **promedio** de la longitud de las colas para la muestra que tenemos entre manos. El promedio (simbolizado por $\bar{X}$) se determina sumando (la letra griega Σ indica sumar) todos los valores individuales.

(1 hasta 15) y dividiendo por el número total de valores (15) en la muestra. Esto se puede expresar matemáticamente así:

$$\bar{X} = \frac{\Sigma \bar{X}}{N},$$

en donde ΣX representa la suma de todas las medidas individuales, y N el número total de la población. Utilizando los valores del observador 1 encontramos que

$$\bar{X} = 60{,}3.$$

El valor promedio es útil al comparar una muestra con otra.

Los datos reunidos en la tabla 5-3 representan un estudio de 15 animales provenientes de una población natural grande. Puede ser que el promedio de estos 15 individuos, 60,3, no sea típico de toda la población. Cuanto menor sea la muestra mayor será la probabilidad de **error de muestreo**—de resultados que no son típicos de toda la población. Después de todo, al tratar de encontrar el promedio de una muestra, basándose en unos pocos datos, se está haciendo también una generalización, y como se vio en el Capítulo 3, es peligroso hacer generalizaciones basándose en muestras de pocos datos. Por lo tanto, es importante obtener muestras tan grandes como sea posible. Por ejemplo, si los animales 14 y 15, de la tabla 5-3 tuvieran valores de 40,0 (y digamos que representan mutaciones), el promedio bajaría de 60,3 a 57,6. Esta es una gran diferencia si uno habla del promedio de toda una población. La pregunta sería entonces: ¿son dos de cada 15 ratones, mutantes por la longitud de la cola, o simplemente los dos mutantes ocurrieron en nuestra muestra?

El error de muestreo es un problema de gran importancia en la colección de los datos. Una muestra grande ayuda a reducir los efectos engañosos de tal error. Los datos que aparecen en la tabla 5-4 muestran otras mediciones obtenidas de la población original. ¿Es el promedio de 60,3 un valor más aceptable cuando se incluye un mayor número de mediciones? (Verifique utilizando los valores del observador 1.)

5-4 DE LAS TABLAS A LA GRAFICA

Los datos en las tablas 5-3 y 5-4, así como están, suministran muy poca información. El cálculo del promedio es un paso hacia el análisis de los resultados en una forma significativa. Un segundo paso es la organización de los datos en una forma gráfica que nos dará no solamente el valor promedio, sino, cómo se relaciona cada medida con ese promedio.

Uno de los procesos más comunes para convertir en gráficas datos como los que se dieron anteriormente, es por medio de la construcción de un **histograma.** Un histograma es una forma de gráfica de barra. La altura de cada barra indica el número de individuos; la localización de la barra en la línea horizontal indica la amplitud de valores para cada medida. Por ejemplo, los valores extremos de

la longitud de la cola dados en la tabla 5-3 y 5-4 van desde 52,4 hasta 68,0, excluyendo al animal 85. * De acuerdo con esto, se puede organizar 9 categorías a lo largo del eje horizontal de la gráfica de barra, cada una representaría una extensión de 2 milímetros. A lo largo del eje vertical el número de animales se puede marcar desde 1 hasta 25. El histograma se construye haciendo una barra para cada categoría cuya altura corresponde al número de organismos en esa categoría. El histograma completo se muestra en la Fig. 5-1.

TABLA 5-4

ANIMALES NUMERO	LONGITUD DE LA COLA, mm.			ANIMALES NUMERO	LONGITUD DE LA COLA, mm.		
	OBSERVADOR 1	OBSERVADOR 2	OBSERVADOR 3		OBSERVADOR 1	OBSERVADOR 2	OBSERVADOR 3
16	60,3	60,3	60,5	51	57,2	57,5	57,3
17	64,5	64,6	64,5	52	59,1	59,2	59,0
18	61,1	61,5	61,7	53	62,5	62,4	62,0
19	62,1	62,2	62,0	54	63,6	63,6	63,5
20	62,7	62,7	62,7	55	57,0	57,1	57,2
21	61,0	59,8	61,2	56	55,1	55,5	55,0
22	65,9	65,8	65,7	57	56,5	56,6	56,5
23	64,4	62,9	63,0	58	62,5	62,6	62,4
24	61,0	61,2	61,0	59	56,7	56,5	56,3
25	57,7	57,6	57,5	60	58,5	58,6	58,5
26	60,5	60,4	60,5	61	60,1	60,0	60,2
27	58,5	58,8	58,6	62	59,8	59,9	60,0
28	60,1	60,1	60,5	63	65,5	65,4	65,0
29	61,8	61,9	62,0	64	58,1	58,2	58,3
30	59,5	59,7	59,6	65	62,2	62,2	62,2
31	61,5	62,0	61,7	66	56,5	56,6	56,6
32	64,5	65,0	64,8	67	63,6	63,1	63,5
33	63,0	63,1	63,2	68	61,0	61,0	61,0
34	61,9	61,8	61,8	69	58,7	58,6	58,8
35	60,2	60,2	60,2	70	62,0	62,2	62,4
36	56,5	56,6	56,4	71	67,1	67,2	67,0
37	64,0	64,1	64,0	72	59,8	59,7	59,8
38	60,8	60,6	60,6	73	62,5	62,6	62,6
39	61,0	61,1	61,1	74	58,0	58,7	58,6
40	65,1	65,1	65,3	75	62,5	62,3	62,6
41	62,5	62,5	52,6†	76	65,1	65,0	65,2
42	63,0	63,0	63,0	77	58,5	58,7	59,0
43	60,1	60,4	59,9	78	62,5	62,6	62,7
44	52,5	52,3	52,4	79	56,5	56,5	56,5
45	65,5	65,1	65,7	80	63,4	63,6	63,8
46	62,0	62,1	62,1	81	54,0	54,2	54,2
47	60,8	60,7	60,7	82	62,2	62,4	62,3
48	58,8	58,7	58,6	83	64,5	64,4	64,4
49	59,1	60,0	59,5	84	57,8	58,0	57,8
50	63,1	63,0	63,2	85	49,1	49,2	49,0

* Para simplificar este ejemplo, asumamos que el animal 85 representa una mutilación en lugar de una mutación.

† Posible error en las mediciones o en el registro de los datos.

El histograma tiene la ventaja de mostrar inmediatamente, al inspeccionarlo, la categoría que contiene el mayor número de organismos. Este se llama el **modo.** El histograma tiene también la ventaja de mostrar inmediatamente la manera en la cual otras categorías están agrupadas alrededor del modo. En la Fig. 5-1 las otras categorías están agrupadas casi en la misma forma a ambos lados del modo, y por lo tanto, representan lo que se llama una **distribución normal.**

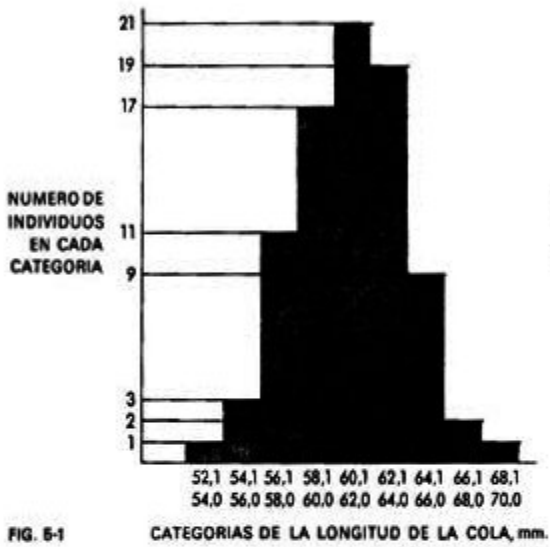


FIG. 5-1

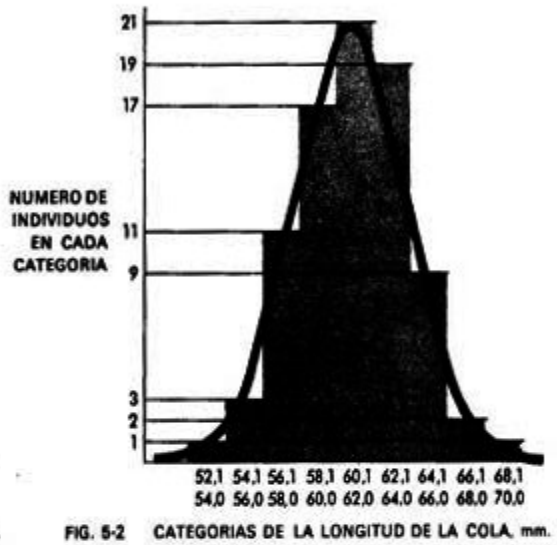


FIG. 5-2

FIG. 5-1. Histograma de los datos recopilados en las tablas 5-3 y 5-4. El histograma muestra claramente el número de individuos en cada categoría. La mayor categoría (en este caso 60,1-62,0 mm.) se llama el modo.

FIG. 5-2. Gráfica linear de los datos presentados en las tablas 5-3 y 5-4 superimpuesta en el histograma de estos datos.

En una distribución perfectamente normal, el promedio y el modo son idénticos; sin embargo, el modo y el promedio no son necesariamente lo mismo, y los dos no deben confundirse. En principio representan cantidades diferentes. Es cierto que en muchos de los procedimientos de muestreo que los biólogos utilizan, los dos son idénticos o están muy cerca el uno del otro. Sin embargo, para determinar exactamente el promedio, todavía es necesario hacer el cálculo que discutimos en la sección anterior.

Si se traza una línea a través de las barras en el histograma, los datos se pueden mostrar en una **gráfica linear** (ver la Fig. 5-2). Esta gráfica muestra una **curva de distribución normal.** La curva de distribución normal es más o menos simétrica, con valores que tienen las mayores frecuencias en el centro y con valores igualmente decrecientes a ambos lados.

Hemos discutido ya dos estadísticos relacionados con las gráficas: el promedio y el modo. En una gráfica, el promedio es la medida del grado en que los valores

caen en la mitad de la amplitud de los valores observados. El modo, como en el histograma, representa la categoría que contiene el mayor número de partidas individuales de los datos.

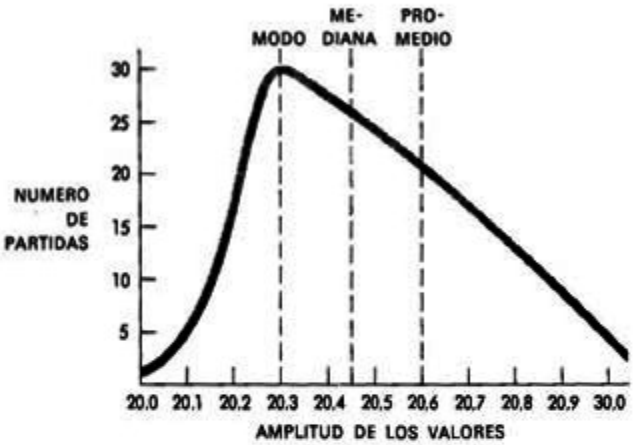


FIG. 5-3. Curva asimétrica mostrando el modo, la mediana y el promedio. Cada uno tiene un valor diferente.

La **mediana** es otro estadístico de gran importancia. La mediana es el valor de la observación que tiene un número igual de observaciones a uno y al otro lado. La mediana siempre define el valor que se registra en el punto medio del número de observaciones. Si una curva de distribución es simétrica (es decir, si es una curva normal), la mediana y el promedio son los mismos. Si la curva es asimétrica, los dos son diferentes. La Fig. 5-3 muestra una curva asimétrica en la cual están marcados el promedio y la mediana. La mediana está entre los valores 20,4 y 20,5. Sin embargo, el promedio, se encuentra en 20,59, es decir, cerca del valor 20,6. El promedio, la mediana y el modo, por lo tanto, representan diferentes maneras de describir el grado de simetría de una curva.

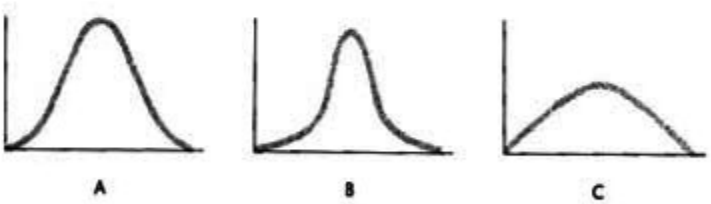


FIG. 5-4. Tres curvas de distribución de frecuencias con igual promedio, pero diferente dispersión de datos alrededor del promedio. La variación para la curva C sería la mayor, mientras que la de la curva B sería la menor.

A pesar de los métodos que se han desarrollado hasta ahora para describir la distribución de datos, todavía no tenemos medios adecuados para estimar la *dispersión* de las observaciones. Por ejemplo, las tres curvas que se muestran en la Fig. 5-4 son simétricas y tienen promedios idénticos, lo mismo que modos y medianas. Sin embargo, es obvio que en cada caso los datos estén dispersos en una forma muy diferente alrededor del promedio.

La variancia es un estadístico que permite estimar la dispersión. Su símbolo es s^2. El método para calcular s^2 está en el apéndice 2. Aquí es suficiente anotar que cuanto más alto sea el valor de la variancia mayor será la dispersión de los datos alrededor del promedio. De las tres curvas que se muestran en la Fig. 5-4, obviamente, la curva C tiene la mayor variancia. Para relacionar esto con nuestro ejemplo anterior, debemos esperar que la variancia para una distribución de la longitud de las colas debe ser mucho mayor en una población natural de ratones que en una de cepa pura de ratones de laboratorio. Ambos tipos de ratones mostrarán curvas aproximadas de distribución normal, pero los ratones de laboratorio, puesto que genéticamente guardan mayor similitud, mostrarán menor variancia en la dispersión de las medidas. La dispersión se puede medir también por la amplitud, es decir, por la diferencia entre las medidas mínima y máxima en los datos. Pero en este caso sólo sabríamos los límites de la medida mayor y la menor, sin tener en cuenta cuán grande podría ser la frecuencia de varias medidas. La variancia tiene la ventaja de tomar en cuenta la frecuencia de distribución; por esta razón puede dar una mayor información sobre la dispersión real de las medidas alrededor del promedio.

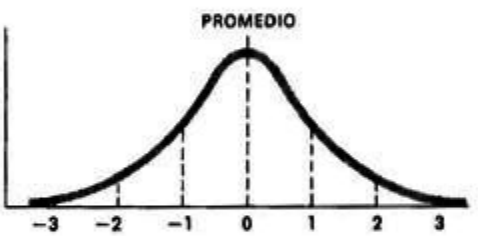


FIG. 5-5. Una curva de distribución normal que muestra las unidades de desviación estándares marcadas a partir del promedio. Si el muestreo de los datos es válido, la **desviación estándar** para la mayoría de las partidas de los datos estaría, en general, dentro de la primera unidad a cada lado del promedio.

Otro estadístico que es de valor considerable al describir la dispersión de los datos en las gráficas de distribución es la **desviación estándar.** La desviación estándar no es más que la raíz cuadrada de la variancia. Provee un método de demostrar los límites dentro de los cuales se puede esperar que cualquier dato dentro de una distribución se desvíe del promedio. Todas o casi todas las observaciones en una muestra están generalmente colocadas dentro de tres desviaciones estándares del promedio. Como se muestra en la Fig. 5-5, el 68% de las observaciones están entre los valores —1 y +1 en la gráfica. En otras palabras, se puede esperar que el 68% de las observaciones estén colocadas dentro de una unidad de desviación estándar a partir del promedio. En una forma similar, se espera que el 95% de las observaciones caigan dentro de dos unidades de desviación estándar a partir del promedio, y se esperaría que más del 99% de las observaciones estuvieran dentro de tres unidades de desviación estándar a partir del promedio.

El promedio, la mediana, el modo, la variancia y la desviación estándar proveen métodos para describir características de las curvas de distribución. Puesto que las curvas de distribución son uno de los tipos más comunes de gráficas que se encuentran en la investigación biológica, la familiaridad con estos conceptos estadísticos es importante para el biólogo. No solamente por que ayudan a expresar las diferencias entre una serie de datos y otra, sino porque también ayudan a determinar la validez de una información de la muestra. Si la desviación estándar

para una partida es más de 3 unidades, es obvio que los datos tengan una expansión que se aleje bastante del promedio. Además, una vez que se han calculado la desviación estándar y la variación para cualquier muestra, se puede calcular muy fácilmente la relación entre cada partida y el promedio para todo el muestreo. Se puede verificar entonces una partida dudosa para asegurarse de si representa un dato único. A través de la utilización de estos recursos estadísticos, se pueden pasar las medidas a través de una variedad de pruebas que ayudan al investigador a obtener una mayor información a partir de ellas, más de la que se puede obtener de los mismos datos cuando se presentan en una forma original.

5-5 CORRELACIONES

Hemos visto que las gráficas resumen una gran cantidad de datos en forma sucinta. Las gráficas son también útiles porque pueden mostrar correlaciones entre factores. Por ejemplo, supongamos que liberamos un gran número de microorganismos, tales como, *paramecios*, en un gran recipiente de cultivo. Asumamos que la parte central del recipiente está marcado con un círculo y que todos los paramecios se colocan dentro de este círculo. Si observamos el círculo cada hora durante 6 horas, encontramos que el número de individuos dentro del círculo disminuye gradualmente. Los datos correspondientes a estas observaciones se presentan en la tabla 5-5 y están en forma de gráfica en la Fig. 5-6.

En la Fig. 5-6 se puede ver que hay una definitiva relación entre el tiempo que ha pasado desde que se liberaron y el número de paramecios en el círculo central. Esto es lo que se esperaba. Puesto que los organismos nadan sin rumbo y gradualmente se dispersan a través de todo el recipiente; por lo tanto, el número de organismos en el círculo central decrece gradualmente.

TABLA 5-5 *

NUMERO DE HORAS DESPUES DE LA LIBERACION	1	2	3	4	5	6
NUMERO DE PARAMECIOS EN EL CIRCULO CENTRAL	104	31	16	8	5	5

* Tomada de Andrewartha, H. G., *An Introduction to the Study of Animal Populations* (Chicago: University of Chicago Press, 1963), p. 214.

Sin embargo, puesto que la línea no desciende en dirección recta, sino que forma una curva de inclinación descendiente, la gráfica provee algo más que mera información. La inclinación de la línea entre la primera y la segunda hora indica que un número mayor de organismos se alejan del círculo central durante la primera hora, que en cualquier otro intervalo observado. En otras palabras, a partir de la gráfica podemos saber algo sobre la velocidad con la cual disminuye el número de individuos en el círculo. La inclinación de la línea da una medida cuantitativa

de esta velocidad, si se trata matemáticamente. Un análisis similar de varias partes de la curva da una información mayor—el cambio en la velocidad. Por lo tanto vemos que de una simple gráfica se puede derivar gran cantidad de información.

5-6 INTERPOLACION Y EXTRAPOLACION

Interpolar quiere decir, literalmente, «pulir entre». En términos de análisis de datos, el término se refiere a llenar entre dos partidas de datos. En la Fig. 5-6, nosotros no medimos el número de paramecios en el círculo entre las horas 1 y 2, pero si lo hubiéramos hecho, habríamos esperado un número alrededor de 50, es decir, en una línea directa entre 104 y 31. Tomando como base esta suposición nosotros trazamos una línea en la gráfica conectando estas dos partidas de datos. Al trazar esta línea en la gráfica tenemos un ejemplo de interpolación, puesto que estima una cantidad no medida, con base a la tendencia o inclinación que muestra cada partida de datos a cada lado.

Nótese cuidadosamente la suposición básica que envuelve la interpolación que la inclinación mostrada por las dos partidas de datos es representativa de puntos entre ellas y que no se han medido directamente. No hay garantía de que esto sea verdad para cualquier caso individual, sin embargo, la experiencia ha mostrado que cuando se tiene una muestra de datos bastante grande, la interpolación es un proceso bastante válido. Puesto que hay teóricamente un número infinito de posibles medidas que se pueden hacer al construir la gráfica que se muestra en la Fig. 5-6 es esencial alguna forma de interpolación.

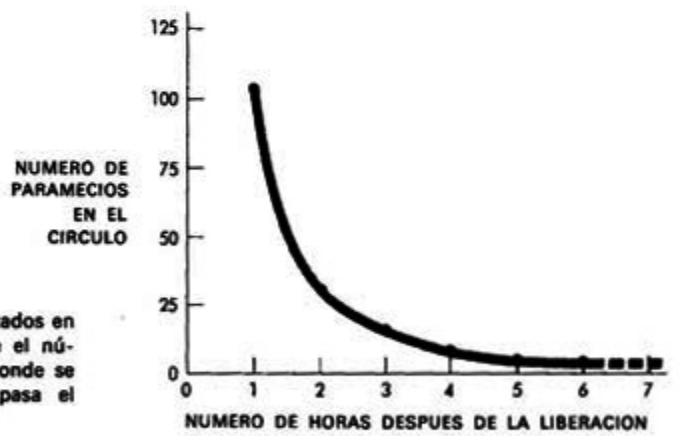


FIG. 5-6. Gráfica de los datos representados en la tabla 5-5. Esta gráfica muestra que el número de paramecios en la región en donde se liberaron, desciende a medida que pasa el tiempo.

Sin embargo, en otras ocasiones, se desea ir *más allá* de los datos que se han obtenido. Por ejemplo, en la Fig. 5-6, podríamos intentar estimar el número de paramecios en el círculo después de 7 u 8 horas. Si tomáramos como base la curva en los dos últimos puntos de medida (5 y 6 horas), sería lógico esperar que la curva hacia la derecha se extendería en forma horizontal. Siete horas después, el número de paramecios dentro del círculo será entonces 5. El proceso de extender la línea de la gráfica más allá de los datos medidos es un ejemplo de **extrapolación.**

En la extrapolación como en la interpolación, se proyecta una inferencia de una situación conocida a una desconocida. Sin embargo, en general, *la extrapolación tiene menos certeza que la interpolación*. Un simple ejemplo ilustrará este punto. Supongamos que un explorador de petróleo encuentre petróleo en tres pozos, todos en una línea recta. Por interpolación él estaría razonablemente seguro de encontrar petróleo en su cuarto pozo, si se cavara en algún lugar en la línea entre los tres pozos. El deduciría que los tres pozos estaban perforados sobre la misma vena de una fuente de petróleo. Sin embargo, por extrapolación, el explorador estaría mucho menos seguro de encontrar oro negro en un cuarto pozo excavado sobre la extensión de la línea. La vena podría terminar inmediatamente después del tercer punto, dejando sin petróleo al cuarto pozo.

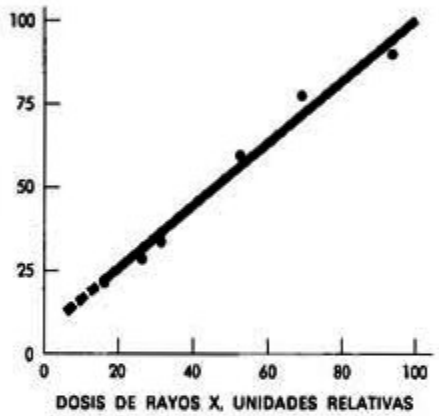


FIG. 5-7. Gráfica que muestra el número relativo de mutaciones observadas en organismos irradiados contra la dosis de radiación recibida. [Adaptada de B. M. Duggar, *Biological Effects of Radiation*, Capítulo VI: «Statistical Treatment of Biological Problems in Irradiation» por Lowell Reed (New York: McGraw-Hill, 1936.)]

La validez de ciertas extrapolaciones es a menudo el objeto de grandes controversias científicas. Uno de los tópicos más ampliamente discutidos en biología moderna, está basado en los efectos que podrían tener las radiaciones atómicas sobre organismos vivientes. Hay poca duda de que la velocidad de mutación en organismos, es directamente proporcional a la cantidad de radiación recibida—siempre y cuando la dosis esté por encima de ciertos niveles. Sin embargo, por debajo de este nivel, es difícil obtener una cantidad suficiente de datos válidos. Si se hace una gráfica comparando la dosis de radicación recibida contra el número de mutaciones observadas hasta ahora, se puede obtener una relación proporcional (observar la Fig. 5-7).

Para dosis pequeñas, como las que podrían resultar de la lluvia radioactiva, la evidencia experimental es todavía escasa, y no se pueden obtener aún conclusiones válidas. Al discutir el problema sobre la supresión de las pruebas nucleares, los físicos han tomado (en general) la posición de que por debajo de 20 unidades (gráfica de la Fig. 5-7), la curva cae y corre a lo largo de la línea base—en otras palabras, ellos sostienen que por debajo de este punto prácticamente no ocurren mutaciones. Por otra parte, los biólogos dicen que la evidencia obtenida hasta ahora indica que la línea debe continuar su camino descendente en una forma proporcional—que cada dosis de radiación, sin importar cuán pequeña ésta sea, produciría un número proporcional de mutaciones. Como el lector puede ver,

el problema se relaciona con extrapolación. Será muy difícil dar una respuesta satisfactoria hasta que no haya mayor evidencia sobre los efectos de las pequeñas dosis de radiación.

Los físicos sostienen que su punto de vista está apoyado por varias gráficas de ciertos fenómenos físicos, en donde cuidadosas mediciones han mostrado que la línea de la gráfica se nivela a medida que se aproxima al punto 0. Los biólogos creen que su punto de vista tiene validez en base a las mediciones hechas a dosis más altas. La controversia no es trivial bajo ningún punto de vista, puesto que el desarrollo futuro de la civilización podría depender, en parte, de cuál de los dos tenga la razón. Traemos esta interrogante sobre la sobrevivencia humana a este problema de extrapolación para poner de relieve la importancia que tiene la *falta de certeza* de estos métodos.

Tanto la interpolación como la extrapolación muestran solamente lo que es *más probable*, o el hecho que *podría ser cierto;* sin embargo, tienen importancia para los científicos porque son maneras de pensar que los seres humanos naturalmente tienden a usar. Ambos incluyen la inferencia a partir de información conocida o de datos, a través de un camino inductivo y hacia una conclusión general. Las conclusiones en estos casos no son inevitables—sino que solamente son muy probables. Sin embargo, la interpolación y la extrapolación proveen al científico de métodos bastante aceptables de predicción. Sin aventurarse a extender estas conclusiones más allá de los pocos datos que ha coleccionado, sería una misión sumamente pesada para el científico el obtener una conclusión. Podría ocurrir que los datos fueran significativos solamente en referencia a una situación específica en el cual ellos fueron recogidos. Todas las generalizaciones no tendrían significado si no hubiera confianza en nuestras extrapolaciones e interpolaciones.

5-7 PUNTOS GENERALIZADORES EN UNA GRAFICA

La interpolación y extrapolación representan un tipo de actividad generalizadora en la cual se mezclan los investigadores cuando analizan datos. Otro tipo de generalización también existe cuando se hacen las gráficas. Considere la Fig. 5-8 (a). Un biólogo trazó la gráfica de unos datos para saber si había alguna correlación entre el diámetro de las fibras nerviosas y la velocidad máxima de conducción del impulso nervioso. Los datos estaban dispersos a través de la gráfica. Esto es característico de la mayoría de los datos que se ponen en gráficas. La dispersión se debe al error experimental, error en las mediciones y a pequeñas diferencias fisiológicas entre las fibras nerviosas.

Al construir una línea de gráfica sobre estos datos, el investigador tiene dos posibilidades: 1) puede trazar una línea que conecte cada uno de los puntos, produciendo entonces un efecto de zig zag, o 2) puede trazar una sola línea recta que pase aproximadamente a través de la línea media, entre los puntos. En este caso es preferible la segunda posibilidad (ver la Fig. 5-8 b). El trazar una sola línea recta tiene la ventaja de mostrar más definidamente la tendencia que indican los datos. Este constituye entonces, un medio de generalizar los datos. De la línea de gráfica que se muestra en la Fig. 5-8 (b) concluímos que hay una relación regular

y proporcional entre el diámetro de la fibra nerviosa y la velocidad con la cual la fibra conduce un impulso.

No todos los casos en que hay datos esparcidos se pueden tratar generalizando la tendencia. En las gráficas de la bolsa de valores por ejemplo, las pequeñas fluctuaciones diarias o semanales pueden ser tan importantes para algunos propósitos como lo es la tendencia general que se nota durante todo el año. Este es un caso en el que hay que decidir cuándo las pequeñas variaciones en los datos son importantes y cuándo no lo son. La naturaleza de los datos y el propósito del investigador determinan hasta qué grado las líneas de gráficas pueden utilizarse válidamente para generalizar una serie de puntos dispersos. Sin embargo, es importante reconocer que en muchos casos estas generalizaciones no son solamente permitidas sino recomendables.

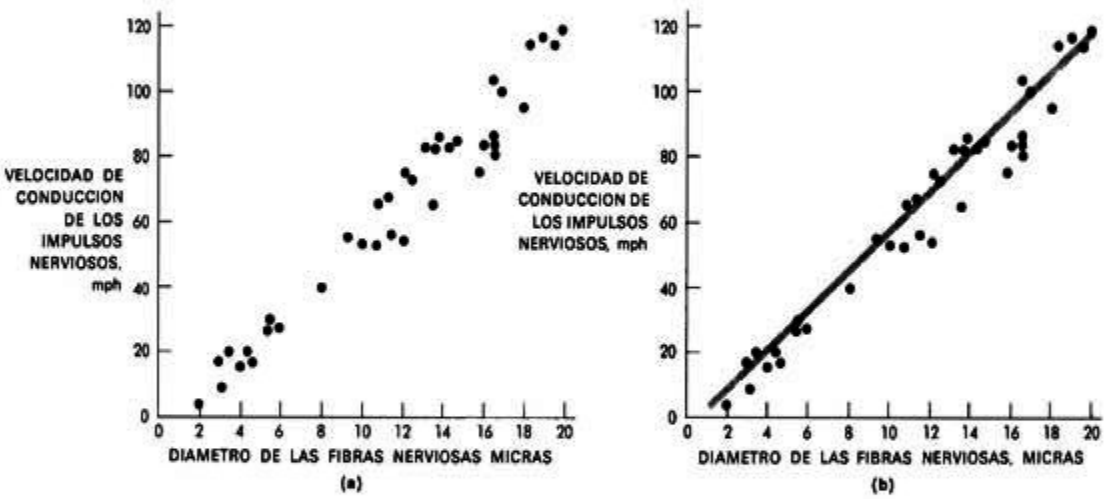


FIG. 5-8. Gráfica que muestra la relación entre el diámetro de la fibra nerviosa y la velocidad de conducción de un impulso nervioso. (a) Delineación de los datos originales que muestran dispersión. (b) Los datos generalizados al utilizar una línea de gráfica que muestra la tendencia. Estas generalizaciones son permitidas porque los datos están esparcidos a lo largo de un plano definido (datos de *Ohio J. Science* **41**, p. 145.)

5-8 LA CURVA SIGMOIDE

La **curva sigmoide** se encuentra comúnmente en mediciones de crecimiento total en organismos individuales o en poblaciones. La Fig. 5-9 brinda un ejemplo de este tipo de gráfica. Las curvas sigmoides son típicas de dos áreas generales de investigación biológica: 1) Estudios de patrones de crecimiento que exhiben los organismos como respuesta a ciertas sustancias promotoras o inhibidoras del crecimiento; y 2) estudios ecológicos en donde se mide el crecimiento de toda una población.

La gráfica de la Fig. 5-9 muestra que la velocidad de crecimiento de un organismo o de una población no es constante. La mayor velocidad de crecimiento parece ocurrir entre las 8 y 13 unidades de tiempo (en este caso días). Después de esto, la velocidad disminuye hasta que más o menos en el vigésimo día, el organis-

mo o la población deja de crecer completamente. Se dice entonces que permanece en equilibrio.

Nótese que en general la gráfica se puede dividir en cuatro fases, cada una de las cuales tiene una velocidad diferente de crecimiento. Primero, está la **fase de aceleración positiva** en donde el organismo o población está prácticamente comenzando a crecer; es el «alistamiento», por decirlo así. Sin embargo, muy pronto, la velocidad de crecimiento aumenta rápidamente, y la curva se eleva rápidamente. Esta es la **fase logarítmica,** llamada así porque el aumento ocurre en una manera exponencial. Para un organismo en período de crecimiento, las células se multiplican más rápidamente en esta fase; para una población, el número de individuos aumenta más rápidamente. Luego, sin embargo, por varias razones que dependen de la situación bajo consideración, la velocidad del crecimiento disminuye y se entra en una **fase de aceleración negativa.** La velocidad de crecimiento finalmente se nivela en una **fase de equilibrio.** El número de células producidas en un solo organismo equivale al número de células que mueren, o en la población de individuos, la velocidad de nacimiento es igual a la velocidad de muerte. En esta fase, el tamaño del individuo o de la población, permanece más o menos igual.

Debido a que la curva sigmoide es una representación típica del crecimiento de los organismos vivientes, ella es una de las gráficas más comunes en biología. Su aparición no se limita a los estudios de crecimiento, puesto que hay otras situaciones biológicas en donde se puede encontrar una curva sigmoide. En la siguiente sección, se considerará un ejemplo.

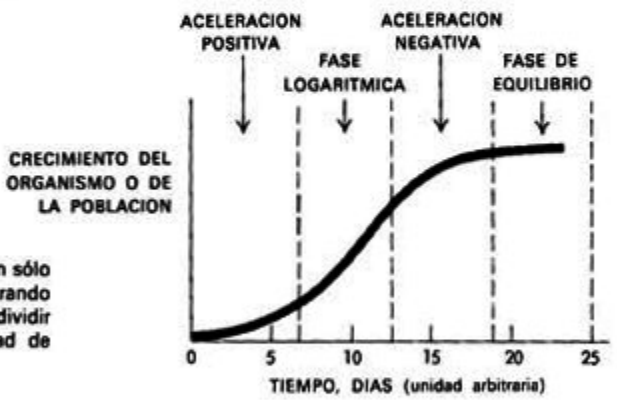


FIG. 5-9. Curva típica de crecimiento para un sólo organismo o para toda una población, mostrando las cuatro fases en las cuales se puede dividir esta curva. Cada fase indica una velocidad de crecimiento diferente.

5-9 TRANSFORMACIONES ESCALARES

Anteriormente, en este mismo capítulo, hemos hablado sobre los problemas de escoger la escala apropiada para hacer las mediciones y para trazar los datos en una tabla o en una gráfica. Consideremos ahora un aspecto más sutil de este problema. Supongamos que un biólogo esté investigando la relación entre la masa corporal y la velocidad metabólica * en una serie de mamíferos. La masa corporal

* Velocidad metabólica es la velocidad con que un organismo libera energía (es decir, oxida su abastecimiento de alimentos). Para medir más exactamente la velocidad metabólica se observa qué volumen de oxígeno consume el organismo en un período de tiempo dado. Mientras más oxígeno utilice más alta es la velocidad metabólica y viceversa.

se mide en gramos, y la velocidad metabólica por la cantidad de oxígeno consumido por cada gramo de masa corporal por hora. La tabla 5-6 muestra estos datos de siete animales.

La tabla muestra que hay cierto tipo de *relación inversa* entre la masa corporal y la velocidad metabólica. Una relación inversa es aquélla en la cual a medida que una cantidad aumenta (por ejemplo, la masa corporal) la otra disminuye (velocidad metabólica). Por lo tanto, los animales más pequeños tienen una velocidad metabólica mayor y *viceversa*. Desafortunadamente, la tabla, por sí misma, no muestra la naturaleza exacta de las relaciones entre los dos factores. Sin embargo, si los datos en la tabla 5-6 se trazan en una gráfica, la relación se hace mucho más aparente (ver la Fig. 5-10).

TABLA 5-6 LAS VELOCIDADES METABOLICAS DE MAMIFEROS DE VARIOS TAMAÑOS CORPORALES

	MASA CORPORAL, GRAMOS	CONSUMO DE OXIGENO mm^3/ GRAMO POR HORA
RATON	25	1.580
RATA	225	872
CONEJO	2.200	466
PERRO	11.700	318
HOMBRE	70.000	202
CABALLO	700.000	106
ELEFANTE	3.800.000	67

Como indica la gráfica, la masa corporal y la velocidad metabólica no varían en la misma proporción. El consumo máximo de oxígeno (en el ratón) es 23 veces mayor que el consumo de oxígeno mínimo (en el elefante). Por otra parte, la masa máxima (elefante) es 15.000 veces mayor que la masa mínima (ratón). La gráfica muestra que a medida que aumenta la masa corporal desde 25 a 11.700 gramos (de ratón a perro), la velocidad metabólica cae drásticamente. De allí en adelante, la curva comienza a nivelarse y finalmente se aproxima a la horizontal.

Hay dos dificultades con la gráfica que se muestran en la Fig. 5-10. Ambas son el resultado del hecho que la amplitud de los valores es demasiado amplia (por ejemplo, la masa corporal varía de 25 grs. en el ratón a 3.800.000 en el elefante). La primera dificultad es que es imposible trazar todas las partidas de datos en una sola gráfica. Para incluir los datos del elefante, el eje horizontal debería ser tres veces el que se muestra en la Fig. 5-10. La segunda dificultad se origina del hecho de que los datos para las masas corporales bajas quedan demasiado apretados. Cada subdivisión del eje horizontal representa 100.000 gramos. Esto hace casi imposible mostrar las diferencias entre 25 y 225 gramos. Ambas dificultades están relacionadas con el tipo de escala utilizada en la gráfica; por esto, la solución de las dificultades la brinda una **transformación escalar.** La transformación escalar es el proceso por medio del cual los valores de los datos trazados en un tipo de escala se convierten en valores en otro tipo de escala.

En la Fig. 5-10 los datos han sido trazados en una **escala aritmética.** En este caso, el espacio entre dos valores adyacentes (marcados en la escala) tiene

el mismo número de unidades que el espacio entre otros dos valores adyacentes cualesquiera. Hay tantos gramos representados entre las marcas de 100.000 y 200.000 en el eje horizontal como hay entre las marcas para 200.000 y 300.000. Al hacer la transformación escalar, podemos convertir las escalas aritméticas en **escalas logarítmicas** (o **exponenciales**). Las escalas logarítmicas son muy útiles en la investigación científica. En estas escalas, se utiliza el logaritmo de un número en lugar del número mismo. Un **logaritmo** es simplemente un **exponente.**

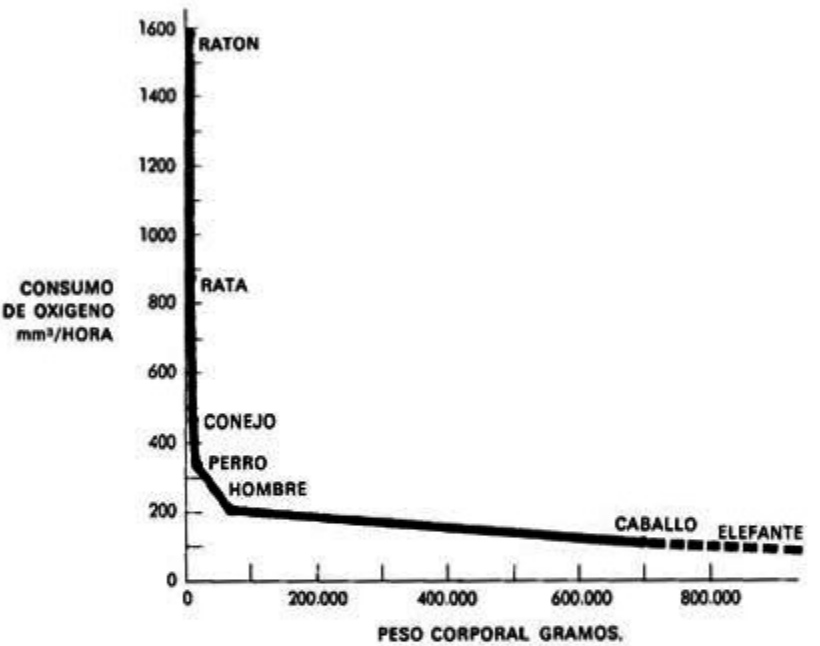


FIG. 5-10. Gráfica de la relación entre la masa corporal y el consumo de oxígeno para varios mamíferos. Los datos están tomados de la tabla 5-6. Tanto los ejes horizontal como vertical muestran una escala aritmética.

El logartimo de un número x es simplemente el exponente al cual se debe elevar otro número (llamado base) para que sea igual a x. Por ejemplo, se puede decir que 1 es el log. (abreviación de logaritmo) del número 10 (escrito como log 10). Puesto que $10^1 = 10$. En este ejemplo el número básico es 10 y el exponente 1. En una forma similar, log 100 = 2, puesto que $10^2 = 100$; de nuevo 10 es el número base. Log. 1.000 = 3 puesto que $10^3 = 1.000$. Las escalas logarítmicas que se encuentran más a menudo están basadas en exponentes del número 10. Sin embargo, se pueden desarrollar escalas logarítmicas utilizando cualquier número como base. Puesto que 10 es el número base más utilizado, el logaritmo con base 10 se llama a veces logaritmo «común». A no ser que se indique de otra manera, se asume que los valores logarítmicos se refieren a los logaritmos comunes.

La Fig. 5-11 muestra gráficamente una escala logarítmica. Note que cada unidad sucesiva en la escala logarítmica aumenta por un factor de 10, y no por un incremento constante como en la escala aritmética. Por lo tanto, el aumento en

las unidades aritméticas entre las escalas logarítmicas 1 y 2 no es igual que entre 2 y 3. De 1 a 2 habría un espacio de 10 unidades, de 2 a 3 habría un espacio de 100 unidades, de 3 a 4 habría un espacio de 1.000 unidades y así sucesivamente.

ESCALA LOGARITMICA	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
ESCALA EXPONENCIAL	10^1	10^2	10^3	10^4	10^5	10^6	10^7	10^8	10^9	10^{10}

FIG. 5-11. Una escala logarítmica, con 10 como número base. En esta escala, vemos que el espacio entre 1 y 2 es muy diferente del espacio entre 2 y 3 al compararlos con una escala aritmética.

Si se trazan los datos de la tabla 5-6 en una escala logarítmica (ver la Fig. 5-12), salvamos las dos dificultades discutidas en conexión con la Fig. 5-10. También encontramos que la línea curva de la gráfica se convierte en una línea recta (comparar la Fig. 5-10 y la Fig. 5-12). Ahora, siempre que al trazar los datos en la gráfica se produce una línea recta, el investigador sabe que existe alguna relación entre los dos factores que está midiendo. Por lo tanto, vemos que hay una relación consistente entre la masa corporal y la velocidad metabólica—un hecho que no era tan evidente en la Fig. 5-10. La relación se ha hecho evidente solamente después de la transformación escalar. A menudo, los datos trazados en una escala aritmética parecen mostrar una relación menos consistente (en cuanto) que los mismos datos trazados en una escala logarítmica o exponencial.

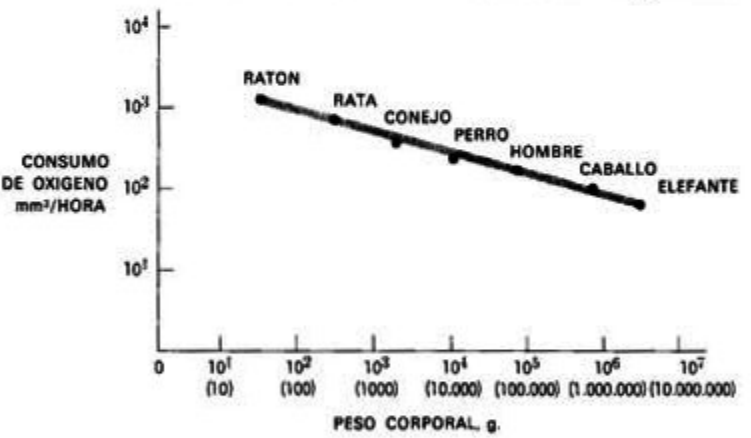


FIG. 5-12. Los datos trazados en una escala aritmética en la Fig. 5-10 se muestran aquí trazados en una escala logarítmica o exponencial. Las escalas exponenciales tienen dos ventajas: 1) hacen posible trazar mayores extremos de datos en una sola gráfica y 2) muestran ciertos tipos de relaciones que no son tan aparentes en una escala aritmética.

La pregunta que surge ahora es: ¿por qué, cuando se traza en una escala logarítmica se muestra tal dependencia y consistencia en cuanto a la relación entre la masa corporal y la velocidad metabólica, y cuando se trazan en una escala aritmética no aparece?.

Los organismos vivientes tienen tanto un área superficial como un volumen. A medida que el organismo aumenta en tamaño, el volumen y el área superficial

aumentan a velocidades diferentes. Aunque este problema se considerará más detalladamente al estudiar la forma y tamaño de las células, es interesante notar aquí que a medida que un organismo crece, el volumen aumenta más rápidamente que el área superficial. Esto significa que un organismo más grande tiene un mayor volumen en relación con su área superficial que un organismo pequeño.

El punto importante en esta relación es que el área superficial es la parte de intercambio de calor entre el organismo y el ambiente. En un organismo grande, el volumen es lo suficientemente grande para compensar la pérdida de calor en la superficie. Sin embargo, en un animal pequeño, que proporcionadamente tiene mucha más área superficial en relación con su volumen, se pierde una gran cantidad de calor que va hacia el exterior. La velocidad metabólica correspondientemente mayor, característica de animales pequeños, libera mayor energía en un período de tiempo dado y una parte de esta energía sirve para mantener relativamente constante la temperatura del cuerpo.

5-10 CONCLUSION

En el presente capítulo hemos discutido varios de los principios más importantes en la colección y análisis de datos. El diseño de un experimento es de importancia crucial en la ciencia moderna, pero la colección y análisis de los datos que surgen de ese experimento, es el corazón del descubrimiento científico. Las conclusiones, las relaciones, las tendencias que los datos pueden demostrar, dependen de cómo se manipulan esos datos. Es importante no sólo para los científicos, sino también para los que se acercan por primera vez a la ciencia, familiarizarse con los procedimientos utilizados en el análisis de datos. En este capítulo hemos visto cómo un buen ordenamiento de números como el que se muestra en la tabla 5-3 y 5-4 puede suministrar información de gran importancia. Con paciencia e imaginación el investigador puede extraer mucha información valiosa a partir de los primeros datos.

EJERCICIOS

Conteste específicamente cada parte de cada pregunta.

1. La Fig. 5-13 muestra una curva del crecimiento de un hongo.
   a) ¿Cómo se llama la fase entre 0 y 15 horas? Probablemente, ¿qué está sucediendo dentro del hongo en esta fase?
   b) ¿Cómo se llama la fase entre 15 y 25 horas? ¿Entre 25 y 30 horas? Compare lo que está sucediendo en el hongo en estas dos etapas.
   c) ¿Cómo se llama la fase que se extiende después de las 30 horas?
   d) ¿Puede Ud. ofrecer una hipótesis que explique por qué se debe nivelar la curva de crecimiento después de las 30 horas?

2. La Fig. 5-14 muestra una comparación entre peso húmedo y peso seco en los hongos. El peso húmedo es el peso total del hongo, incluyendo el agua, que representa un gran porcentaje de su peso; el peso seco es el peso del material sólido en los hongos, con toda el agua evaporada.

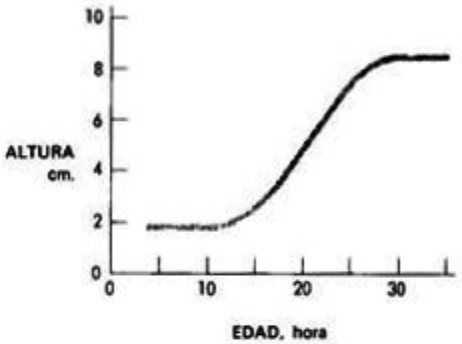


FIG. 5-13

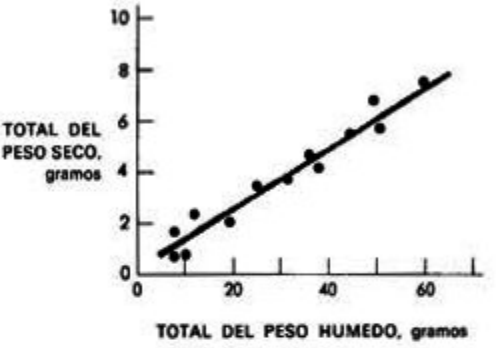


FIG. 5-14

a) ¿Cuál sería el peso seco aproximado de un hongo cuyo peso húmedo es 40 gramos? ¿Cuál sería el peso húmedo aproximado de un hongo cuyo peso seco es 2,1 gramos?

b) Puesto que esta gráfica representa los pasos relativos durante el crecimiento, ¿qué podemos deducir sobre la cantidad de agua que contiene un hongo a medida que crece?

c) Desde hace mucho tiempo los biólogos han estado interesados en saber cómo se las arregla un hongo para crecer tan rápidamente. La hipótesis que se ofrece es que el hongo absorbe una gran cantidad de agua en cierta etapa de su crecimiento y que por lo tanto su tamaño aumenta muchísimo en un tiempo relativamente corto. Evalúe esta hipótesis de acuerdo con la gráfica.

3. Las curvas que se muestran en la Fig. 5-15 muestran el crecimiento longitudinal total de las raíces sujetas a un cierto tratamiento experimental (las unidades podrían ser mililitros de veneno o de hormonas, roentgens de radiación, etc.). La intensidad de este tratamiento aumenta constantemente entre las curvas A y F. De acuerdo con las seis gráficas, ¿cuál de las siguientes afirmaciones sería válida?

a) El tratamiento experimental no tiene efecto sobre el crecimiento de estas raíces.

b) Después de haberse expuesto al tratamiento experimental, las raíces tomaron mucho más tiempo para llegar a su longitud máxima.

c) Pocas dosis de tratamiento experimental probablemente tienen poco efecto sobre el crecimiento de estas raíces.

d) La exposición al tratamiento experimental produjo solamente una disminución o una inhibición en el crecimiento de las raíces; no tuvo efecto sobre la longitud final de la raíz madura.

e) Si hacemos una gráfica comparando las concentraciones de las sustancias experimentales utilizadas en el tratamiento, con su efecto sobre el crecimiento total de las raíces, obtendríamos una línea indicando una perfecta correlación positiva.

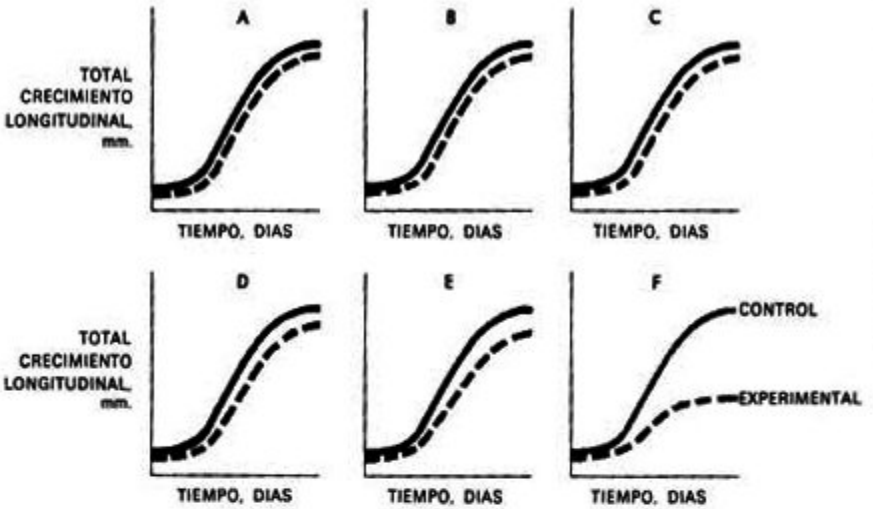


FIG. 5-15

4. Los datos siguientes son el peso en libras y la altura en pulgadas de un grupo de hombres.

¿Cuál (o cuáles) de las gráficas en la Fig. 5-16 representa un trazo razonablemente correcto de estos datos? Si Ud. estuviera escribiendo una tesis científica en esta materia, ¿qué gráfica seleccionaría para ilustrar sus datos? ¿Por qué?

PESO	147	149	153	151	155	154
ALTURA	67	68	70	69	72	71

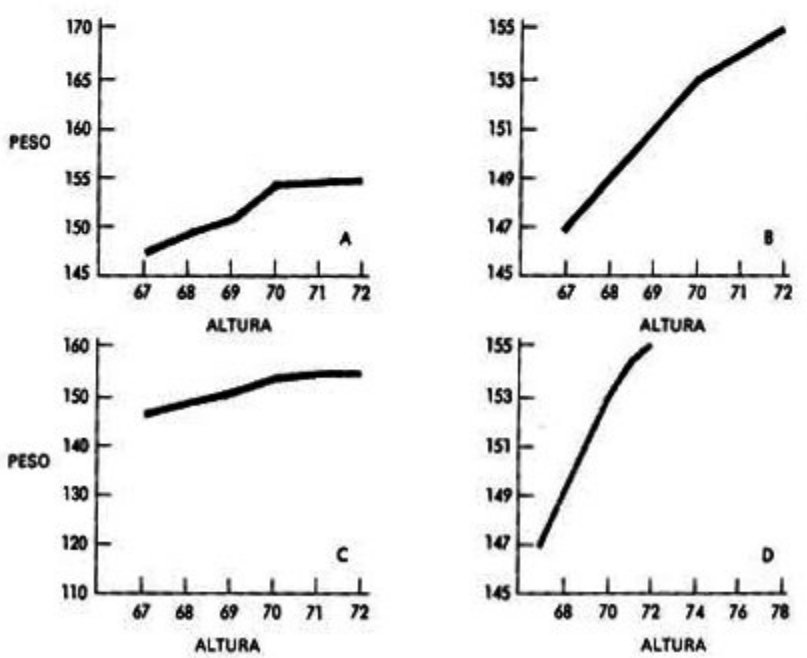


FIG. 5-16

5. La Fig. 5-17 es una gráfica * en la cual se ha trazado el crecimiento (medido en cms. por días) contra la cantidad de vitamina B_6 en una solución nutritiva que se da a la *Neurospora*, el moho rojo del pan. *Note* que la cantidad de vitamina B_6 que se agregó al material nutritivo es el *único* factor variable en este experimento. Lea las afirmaciones que se dan a continuación y escriba en su informe la letra apropiada: A, si la explicación está de acuerdo con los datos; B, si la afirmación está en contradicción con los datos; C, si la explicación no puede ser juzgada, ya sea válida o no, en base de la evidencia.

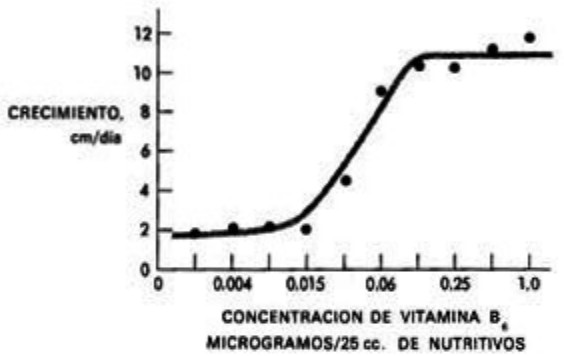


FIG. 5-17

a) Hay una correlación positiva entre el crecimiento de *Neurospora* y la concentración de vitamina B_6 en el cultivo.

b) Un cultivo de *Neurospora* crecerá más rápidamente en una concentración de vitamina B_6 que esté entre los 0,03 y los 0,08 microgramos por cc. de líquido nutritivo.

c) Un cultivo de *Neurospora* crecerá rápidamente en una concentración de vitamina B_6 de 1,0 que en las concentraciones que se dieron anteriormente (en 2).

d) Si se aumentara la concentración de vitamina B_6 a 1,5 microgramos por 25 cc. de solución nutritiva probablemente no se aumentaría la velocidad de crecimiento en un grado considerable.

e) La vitamina B_6 es un bloque necesario para la construcción de algunos compuestos necesarios a la *Neurospora* viviente.

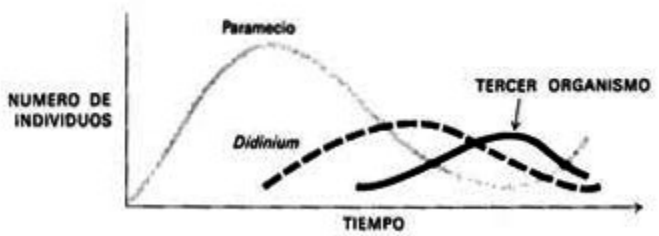


FIG. 5-18

6. La Fig. 5-18 es una gráfica que muestra los ciclos de población de 3 organismos en un recipiente de cultivo en el laboratorio. El cultivo orginal contenía los protozoarios paramecios; un segundo

* Gráficas tomadas de G. W. Beadle y E. L. Tatum, «The Genetic Control of Biochemical Reactions in *Neurospora*.» *Proceedings of National Academy of Sciences* **27** (1941), 499-506. Usado con permiso.

organismo, *Didinium*, algo más pequeño que el paramecio, se introdujo en el frasco de cultivo cuando el paramecio estaba multiplicándose rápidamente. Un tercer organismo que se alimenta exclusivamente de *Didinium* se introdujo en el cultivo cuando el *Didinium* apenas comenzaba a declinar.

a) Ofrezca una hipótesis para explicar los datos que se muestran en la gráfica. Incluya una discusión sobre por qué las curvas para paramecio se elevaron una segunda vez, y algunas ideas sobre las relaciones de causa y efecto que se muestran aquí. Sea tan específico como sea posible.

b) ¿Cuál sería el probable efecto sobre la población de paramecio y sobre la del tercer organismo si se quitara el *Didinium?*

c) ¿Cuál sería el efecto probable sobre la población de paramecio y *Didinium* si se quitara el tercer organismo?

LECTURAS SUGERIDAS

LINN, CHARLES, *Probability and Statistics* (Columbus, Ohio: American Education Publications, 1964). Una discusión sobre este aspecto, muy fácil de leer, con secciones de importancia considerable para el tratamiento de datos biológicos.

MORONEY, M. J., *Facts from Figures* (New York: Penguin Books, 1958). Este libro está muy bien escrito, presenta algunos problemas interesantes en el manejo de datos y es fácil de leer.

MOSTELLER, F., R. E. K. ROURKE, y G. B. THOMAS, *Probability and Statistics* (Reading, Mass: Addison-Wesley, 1961). Este es un libro de uso común sobre las teorías de probabilidad y análisis estadísticos.

TIPPETT, L. H. C., *Statistics* (New York: Oxford University Press, 1944). Este libro es una parte de «Home University Library of Modern Knowledge». Es muy elemental y provee una buena introducción para los que no tienen un conocimiento previo sobre estadística o manejo de datos.

WALLIS, W. A., y H. V. ROBERTS, *Statistics: A New Approach* (Glencoe III.: The Free Press, 1956). Aunque escrito por un estadista profesional este libro es fácil de leer y presenta una serie de métodos y problemas relacionados con el análisis estadístico.

YOUDEN, W. J., *Experimentation and Measurement* (Washington: National Science Teachers' Association, 1962). Este es un libro simple, bien escrito, que tiene una introducción a los problemas de organización de experimentos, colección de datos y análisis de ellos. Tiene un poco de matemáticas pero está explicado cuidadosamente.

CAPITULO 6

CELULAS Y TEJIDOS

6-1 INTRODUCCION

Una de las generalizaciones más amplias de la biología es la «teoría celular» (ver la Sección 2-2) la cual establece que prácticamente todos los seres vivos están formados por unidades individuales llamadas células. En todos los organismos complejos como señalamos en el Capítulo 2, las células se organizan en unidades llamadas *tejidos*. En los animales superiores, por ejemplo, algunas células se organizan formando músculos, huesos, cartílagos, etc. Estos tejidos, a su vez se unen para formar *órganos*, como son el estómago, los pulmones, el cerebro, etc., y los órganos que trabajan en una misma función forman un *sistema* (digestivo, nervioso, reproductor, etc.). El conjunto de estos sistemas constituye la totalidad de un organismo complejo.

Es obvio, que la clave de esta jerarquía estructural es la célula. A menudo las células se llaman *unidades estructurales*. Por decirlo así, son los «ladrillos» que forman el cuerpo de un organismo. Claro está que así como los ladrillos se pueden fragmentar en pedazos más pequeños, lo mismo puede suceder con la célula, pero en cada caso se modifican tanto la forma como la función.

Las células también son las *unidades funcionales*. La respiración, el crecimiento, la excreción, la reproducción, etc., al fin y al cabo son el resultado de la actividad celular. Por lo tanto, no es sorprendente que los biólogos se interesen en el estudio de las células (**citología**) y de los tejidos formados por la unión de las células (**histología**).

6-2 INSTRUMENTOS Y TECNICAS

El avance de los conocimientos en el campo de la anatomía celular está directamente ligado con los adelantos que se han logrado en las técnicas e instrumentos utilizados en el examen de las células. Durante el siglo XIX y principios del siglo XX se introdujeron y perfeccionaron algunas técnicas, como son la tinción y el microcorte. En la tinción, se colorean partes de las células y tejidos utilizando colorantes. Esto permite que las partes coloreadas presenten un fuerte contraste con las estructuras sin colorear o teñidas con colores diferentes (ver la Fig. 6-1). En el microcorte, las células y los tejidos se cortan en secciones tan finas que se pueden examinar bajo el microscopio (ver la Fig. 6-2). (Ver también la placa a color I.)

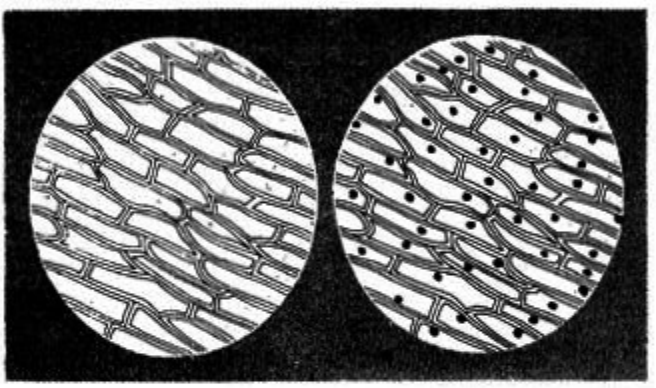


FIG. 6-1. Tinción citológica. El núcleo de las células de la cebolla se destaca y se hace más visible después de teñirse con yodo.

El instrumento básico para el estudio de la célula es el microscopio de luz. Desde el siglo XVII hasta la segunda década del siglo XX, el conocimiento detallado de la estructura celular se incrementó con el aumento del poder resolutivo del microscopio de luz. El poder resolutivo de un microscopio es su capacidad de hacer que aquellos objetos que están muy adyacentes aparezcan separados.* Desafortunadamente, el poder resolutivo del microscopio de luz está limitado por la longitud de onda de la luz visible que utiliza. Sin embargo, ciertas técnicas de la microscopia de luz, han ayudado a aumentar el alcance de este instrumento. Una de estas técnicas se conoce como microscopia de **campo obscuro.** En este método se utilizan lentes que desvían los rayos de luz de tal manera que sólo la luz que pasa a través del espécimen llega hasta el ojo del observador. Esto hace que el objeto aparezca brillante sobre un fondo obscuro. Otro método se conoce con el nombre de microscopia de **contraste de fase.** En esta técnica las ondas de luz se desvían y reflejan de tal manera que los objetos adyacentes en el campo microscópico se distinguen los unos de los otros. La figura 6-3 presenta la misma imagen vista con estas técnicas y con la microscopia normal (de **campo brillante).**

---

* El ojo humano tiene un poder resolutivo de aproximadamente 0,1 mm. De modo que si dos líneas están separadas entre sí por menos de 0,1 mm., dichas líneas aparecerán como una sola línea, no importa cuanto se acerque el observador a ellas. Puesto que la mayoría de las células tienen diámetro inferiores a 0,1 mm. la necesidad del uso del microscopio en citología se hace inminente.

En 1924 el físico Louis de Broglie lanzó la teoría de que los electrones tienen una naturaleza ondulante. Se supo, entonces, que la longitud de esta onda era de sólo 0,05 Å (recuerde de la tabla 5-1 que un angstrom es igual a 1/100.000.000 de un cm.). Por lo tanto se pensó que si un rayo de luz se sustituyera por un haz de electrones, la menor longitud de los electrones debería aumentar el poder resolutivo en una forma correspondiente. Se comprobó que esta predicción era correcta. En 1934 se usó un microscopio electrónico para obtener en las imágenes una mayor resolución que la que se podía obtener en el microscopio de luz. El microscopio electrónico utiliza haces de electrones en lugar de rayos de luz. El haz se enfoca por medio de espirales magnéticos en una forma semejante a como los lentes de objetivo enfocan el rayo de luz en el microscopio de luz. En los últimos 30 años el microscopio electrónico ha permitido hacer mayores descubrimientos relacionados con la estructura celular que los que fueron hechos con el microscopio de luz durante los 300 años anteriores. El aumento máximo de un objeto con el microscopio de luz es solamente 2.000 veces su tamaño real, mientras que usando el microscopio electrónico dicho aumento es de unas 300.000 veces.

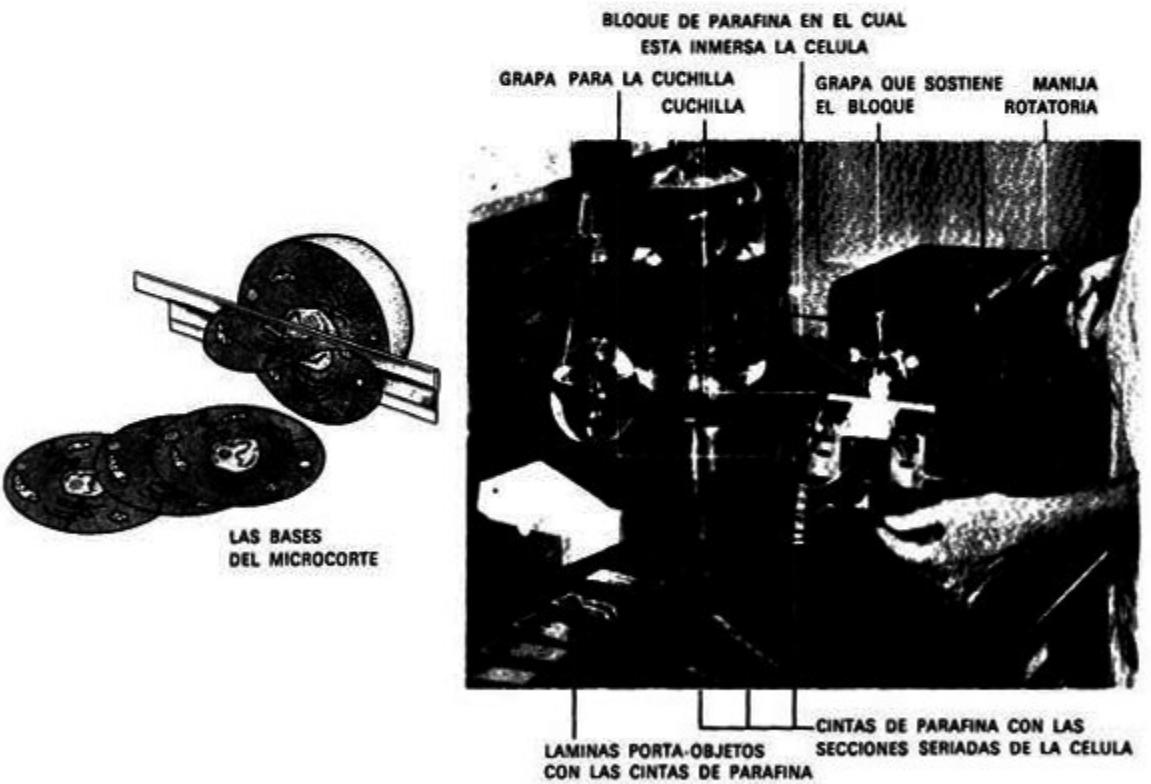


FIG. 6-2. Un micrótomo rotatorio en uso. Las células se sumergen en parafina para mantenerlas rígidas durante el proceso de corte con la cuchilla. Al mover la rueda las células avanzan contra la cuchilla y se corta la sección. La próxima vuelta de la rueda hace que el bloque de parafina con la célula se mueva hacia el frente un número predeterminado de micras y se corta otra sección. La serie completa de secciones se colorea y se estudia bajo el microscopio. Por medio de estos estudios es posible reconstruir la célula en una perspectiva tridimensional. (Fotografía cortesía de Douglas C. Anderson, Department of Forestry, Ontario, Canada.)

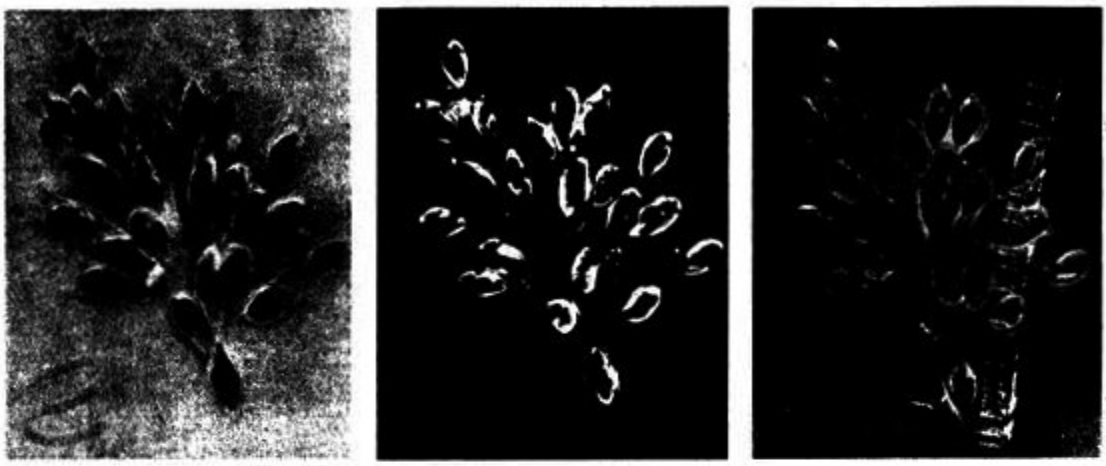


FIG. 6-3. En esta figura se muestran tres técnicas microscópicas en el mismo organismo, *Dynobryon sertularia*. La microscopia de campo brillante dirige la luz a través del espécimen hacia el observador. La microscopia de campo obscuro dirige la luz desde uno de los lados formando un ángulo. En esta forma el observador puede ver en el campo solamente la luz reflejada hacia arriba por el espécimen. La microscopia de contraste de fase utiliza lo que se sabe sobre la naturaleza de la luz para producir una imagen tridimensional. (Fotografías cortesía del Dr. Earl Hanson, Wesleyan University.)

La figura 6-4 muestra la mayor parte de lo que se conocía sobre la estructura celular antes de que apareciera el microscopio electrónico. Cuando la materia celular por fuera del núcleo se observa a través del microscopio de luz parece como un medio semi-líquido, que contiene algunas estructuras. Si miramos un bosque desde cierta distancia, éste parecerá de un color verde o azul. Sin embargo al acercarse a la montaña uno puede ver que esta alfombra verde tiene una estructura complicada formada por variedad de árboles que difieren mucho en tipo y tamaño.

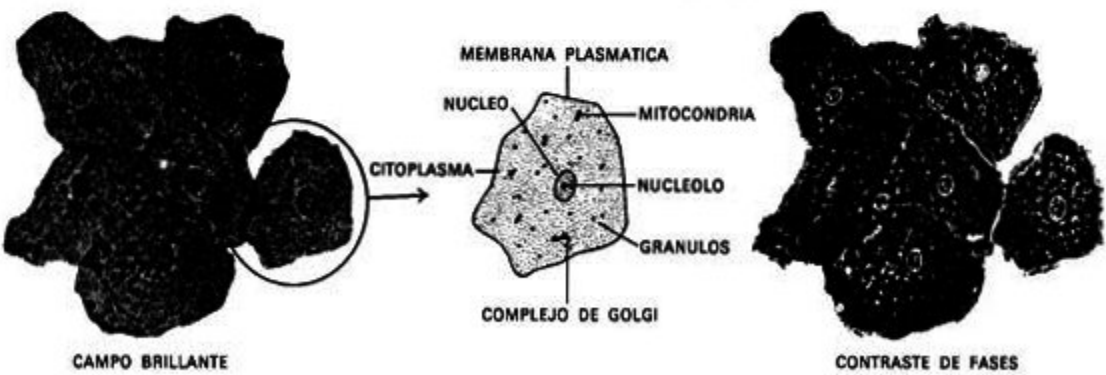


FIG. 6-4. El dibujo del centro representa una célula tomada de la parte interna de la mejilla humana y exhibe la mayor parte de lo que se conocía sobre la anatomía celular para 1920. El microscopio de contraste de fase, que no se produjo comercialmente hasta 1946, mejoró muchísimo la imagen (a la derecha). Pero, el microscopio electrónico fue el que más contribuyó a hacer obsoleta esta ilustración. (Fotografías cortesía de Unitron Instrument Company, Newton Highlands, Mass.)

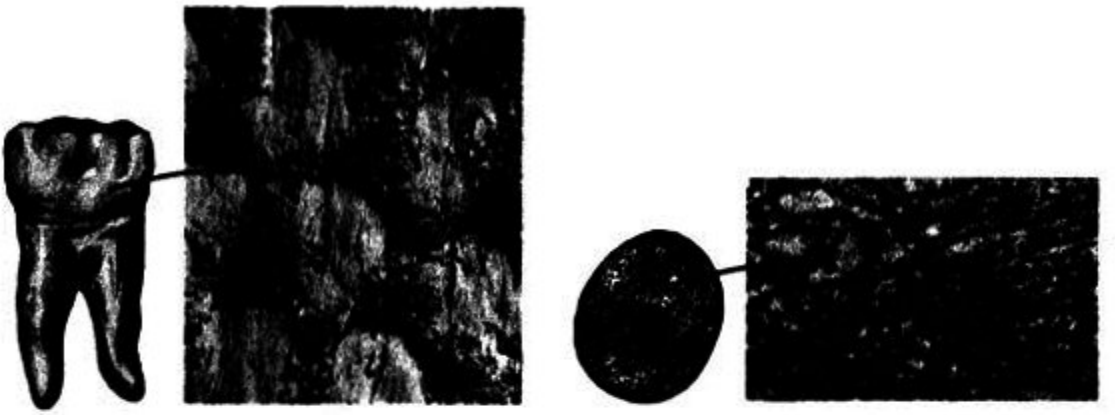
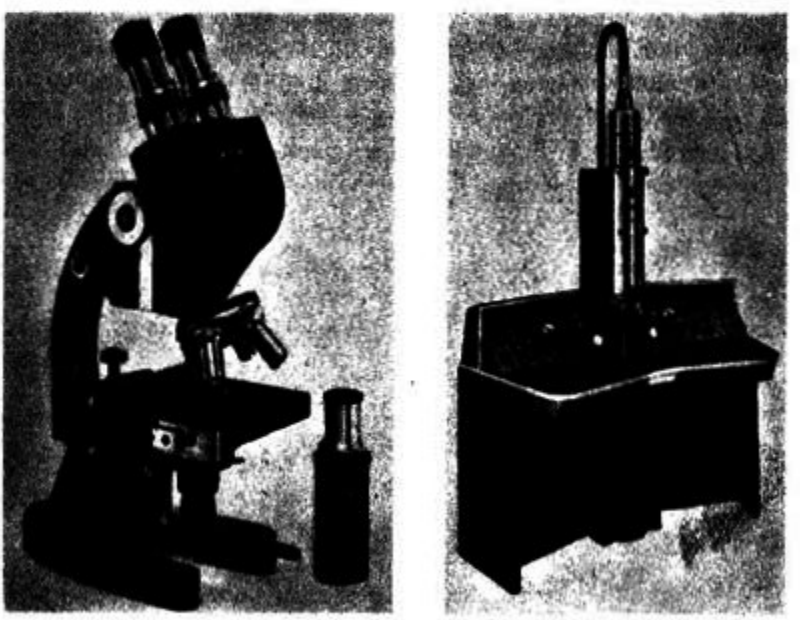


FIG. 6-5. Aunque al pasar la lengua sobre un diente limpio éste se siente liso y suave, el microscopio electrónico revela que su superficie no es lisa. En forma análoga, el microscopio electrónico muestra que el citoplasma de la célula es una región sumamente estructurada y no una región uniforme y más o menos semilíquida. (Fotografía del diente cortesía de Eric Berger, del *Frontiers of Dental Science*, de una publicación de NSTA y Scholastic Book Service; fotografía del citoplasma cortesía del Dr. George E. Palade, Rockefeller Institute.)



MICROSCOPIO DE LUZ

MICROSCOPIO ELECTRONICO

FIG. 6-6. El microscopio de luz y el microscopio electrónico. (Fotografías cortesía de Unitron Instrumental Company, Newton Highlands, Mass. y Radio Corporation of America.)

Algo similar sucedió con el desarrollo del microscopio electrónico y el estudio de la estructura celular. El microscopio electrónico permitió que el biólogo pudiera ver la célula de cerca. Y como en el caso de la alfombra de árboles el citoplasma se perfiló no como una substancia semilíquida uniforme, sino como una región muy estructurada, con un diseño y unos detalles sumamente intrincados (ver la Fig. 6-5).

6-3 EL PLAN GENERAL DE LAS CELULAS

No existe una «célula típica»; hay células de formas y tamaños demasiado variados. Algunas células son tan pequeñas que están fuera del poder resolutivo del microscopio de luz, mientras que otras pueden tener un diámetro de varios milímetros (ver la Fig. 6-7). Una célula nerviosa puede tener hasta un metro de largo y ser tan delgada como un hilo en su mayor parte. Hay excepciones para casi todas las generalizaciones que se hagan sobre las células, * pero es preciso comenzar por algo. Obviamente es imposible discutir todas las idiosincracias anatómicas de cada una de todas las células que existen. Por lo tanto, es razonable discutir los atributos anatómicos que se aplican a la *mayoría* de las células, indicando las excepciones solamente cuando sean lo suficientemente importantes para anotarlas.

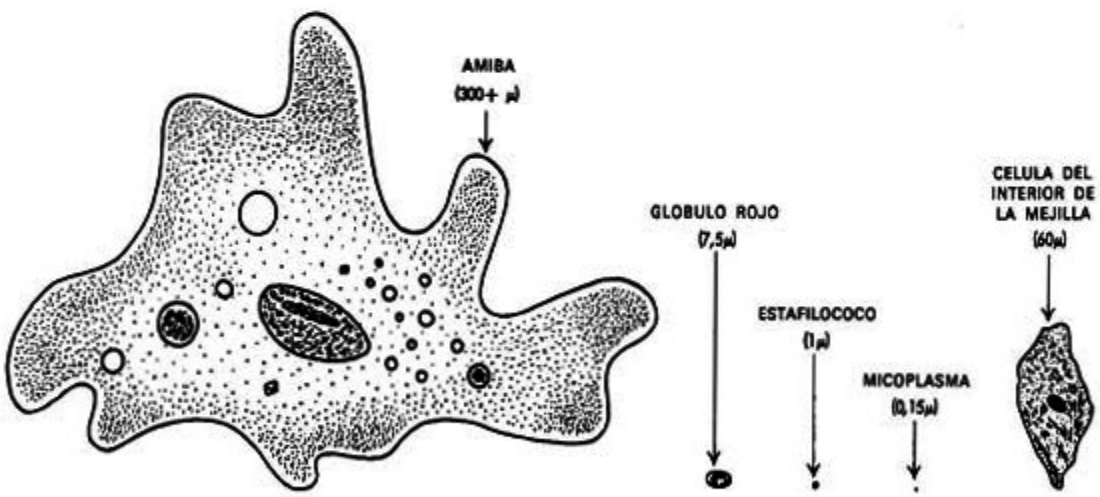


FIG. 6-7. Comparación de tamaños celulares. Una amiba grande se ve a simple vista sin ayuda de instrumentos. Los micoplasmas se pueden distinguir claramente, solamente con el microscopio electrónico. (Tomado de Biology por John W. Kimball, Addison-Wesley).

* Por ejemplo, toda célula tiene un núcleo (con excepción de ciertas células musculares, que tienen varios núcleos; de los glóbulos rojos adultos de mamíferos que no tienen núcleo y de las bacterias y algas verdes azuladas que no tienen núcleo limitado por una membrana nuclear; cada célula tiene centriolos (pero ninguno ha sido encontrado en las células de las plantas superiores), etc.

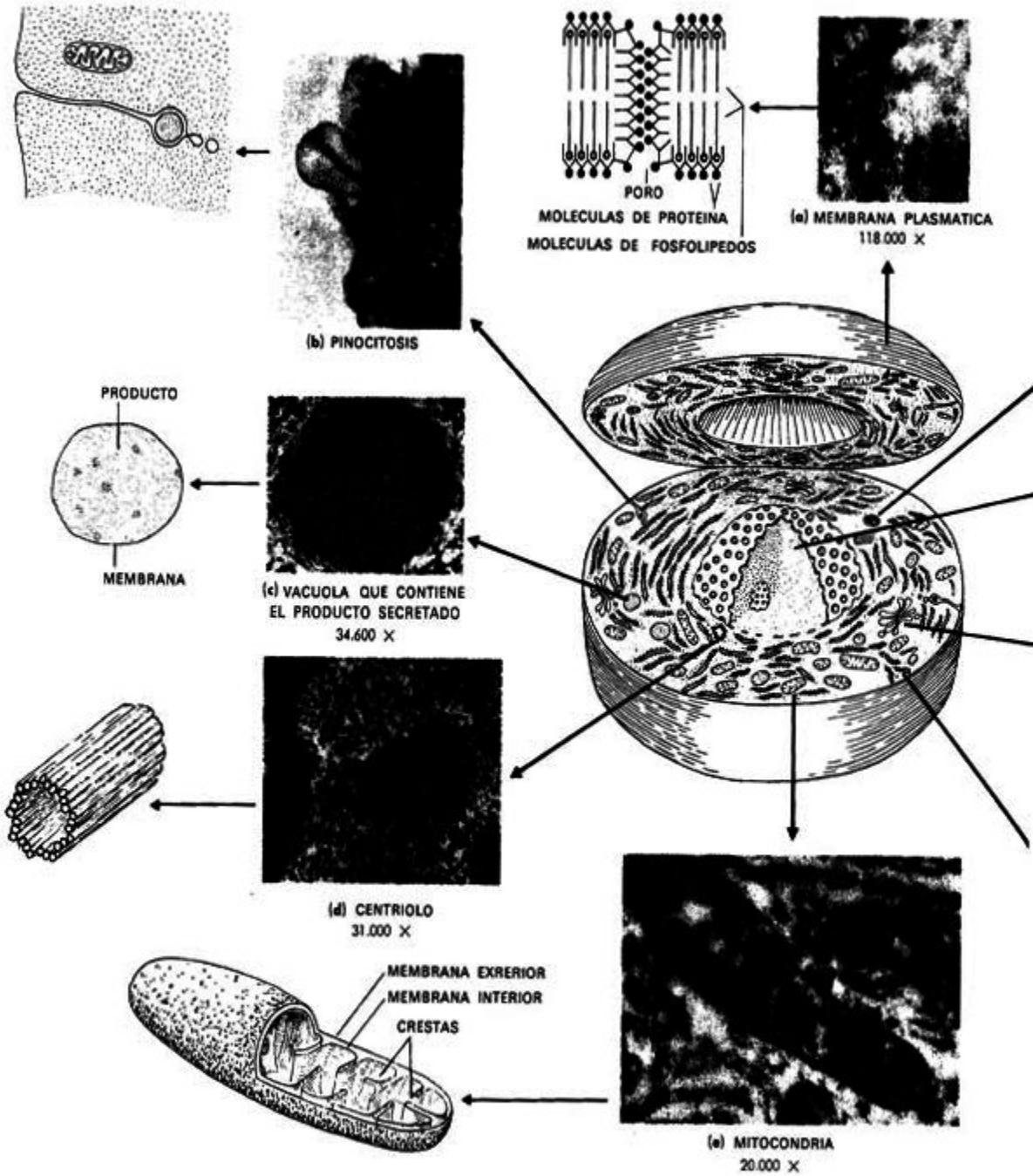
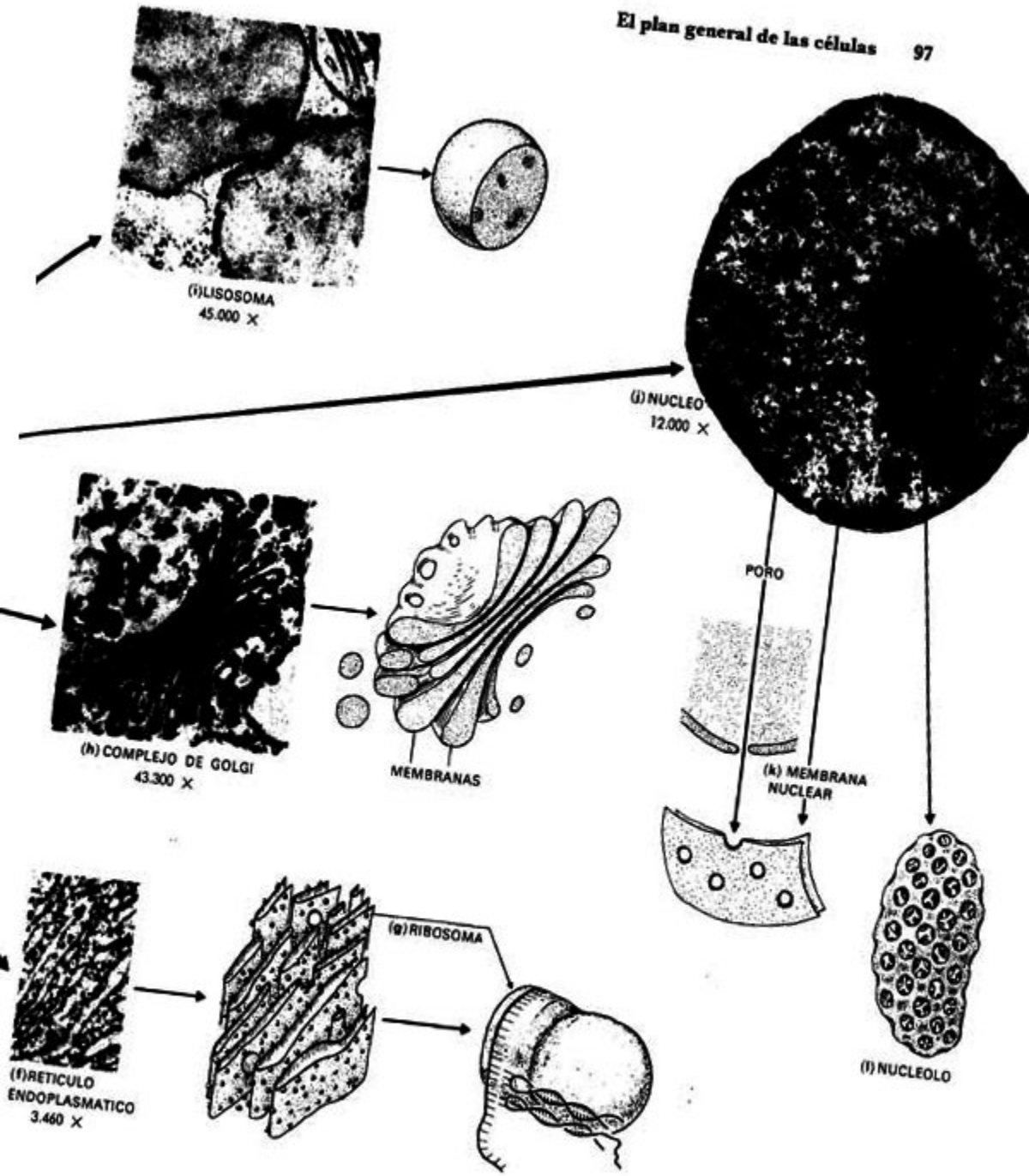


FIG. 6-8. La célula y sus partes. (Fotografías: Retículo endoplásmico cortesía del Dr. George E. Palade, Dr. Keith Porter, de *The Cell* por la Upjohn Company; lisosoma, cortesía del Dr. Fritz Miller, Universidad de Munich; membrana plasmática cortesía del Dr. George E. Palade, Dr. Marilyn G. Farquhar, de *J. Cellular Biology* **17**: *63*; núcleo,

6-3



mitocondria, complejo de Golgi, vacuola, todos cortesía del Dr. George E. Palade, Rockefeller Institute; pino-itosis cortesía del Dr. Ronald C. Rustad y Sra.; centriolo cortesía de Robert Capone y George Chapman, Cornell University Medical School.)

Las células pueden verse como diminutos recipientes que contienen materia y cuyo conjunto exhibe las propiedades de la «vida». Los lados de cada recipiente están formados por la **membrana celular** o **plasmática.** En las células vegetales, la membrana se encuentra comprimida contra la rígida **pared celular.** La pared celular está compuesta de un polisacárido insoluble llamado celulosa. La pared celular le da rigidez al tejido vegetal; la fuerza combinada de muchas paredes celulares unidas es la que mantiene a los árboles en una posición erecta; las paredes celulares también dan una contextura dura y rígida a los vegetales.

La mayoría de las células contienen dentro de sí un cuerpo de forma redondeada conocido con el nombre de **núcleo.** El material dentro de la membrana plasmática se puede pues dividir en dos regiones. El material dentro del núcleo que se llama **nucleoplasma** y el material que no está dentro del núcleo pero sí dentro de la célula se llama **citoplasma.**

6-4 EL CITOPLASMA

Como ya se indicó, el citoplasma es la materia viviente de la célula, que se encuentra dentro de la membrana plasmática por fuera del núcleo. La membrana en sí (Fig. 6-8a) es una estructura citoplasmática a través de la cual pasan materiales hacia dentro y hacia fuera de la célula. Los estudios químiccos de las membranas plasmáticas de los glóbulos rojos, han demostrado que aquéllas están compuestas de fosfolípidos y proteínas. Los lípidos son substancias parecidas a las grasas que se disuelven en los solventes de grasas (benceno, cloroformo, alcohol, etc.) pero no se disuelven en agua. Los fosfolípidos no son sino lípidos que contienen fósforo. Uno de los extremos de los fosfolípidos está formado por un grupo de moléculas que tienen propiedades de lípidos. El otro extremo contiene un grupo con propiedades polares. Las moléculas con propiedades polares tienden a disolverse en agua. Por lo tanto cuando las moléculas de fosfolípidos se sumergen en agua, tienden a alinearse con los extremos polares dirigidos hacia el agua y los extremos lipídicos dirigiéndose hacia fuera.

Se ha propuesto una hipótesis que describe la organización especial de las moléculas de fosfolípidos y proteínas dentro de la membrana, basándose en las características conocidas tanto físicas como químicas de los fosfolípidos y las proteínas y en el comportamiento de la membrana plasmática intacta. En síntesis, esta hipótesis propone que la membrana plasmática es una *membrana unitaria*, compuesta de una capa de fosfolípidos emparedada entre dos capas de proteínas. Se conoce el tamaño de las moléculas relacionadas con la membrana y esta información permite predecir que el grosor de membrana unitaria es aproximadamente 75 A y que cuando se ve con gran aumento, la naturaleza diferente de estas dos moléculas la hace aparecer como una estructura formada por dos capas. El microscopio electrónico permitió comprobar estas predicciones. Más aún, esta hipótesis de estructuras unitarias en las membranas celulares explica muy satisfactoriamente algunas de sus características, como es la gran permeabilidad a los solventes de lípidos como es el alcohol.

Debe hacerse énfasis en que la hipótesis de las estructuras unitarias para la membrana celular es solamente tentativa. Las membranas celulares exhiben características que no pueden explicarse por medio del modelo estático de membrana unitaria; éste es un hecho sobre el cual concentraremos nuestra atención más adelante en este capítulo.

Se ha demostrado que en las células de muchos animales, como en la amiba, hay substancias que pueden y de hecho entran a la célula sin pasar por la membrana celular. Este proceso se llama **pinocitosis.** La membrana exterior se invagina y la substancia que va a entrar ocupa el espacio en la invaginación. Entonces la invaginación se cierra y se desprende formando la vesícula pinocitótica que queda libre para moverse dentro de la célula (Fig. 6-8b).

Dentro del citoplasma se encuentran numerosas inclusiones no vivientes. Las células vegetales, por ejemplo, contienen estructuras semejando a burbujas que se llaman **vacuolas** (Fig. 6-8c). Estas vacuolas sirven a menudo como recipientes que contienen alimentos y a veces desperdicios celulares. La **membrana vacuolar** separa el contenido de las vacuolas del resto del citoplasma. La membrana vacuolar posee una estructura parecida a la de la membrana plasmática que rodea a la célula. En una forma similar, ésta regula el paso de materiales hacia dentro y fuera de la vacuola.

Muchas células vegetales poseen unos pequeños cuerpos llamados **plastidios** (Fig. 6-9). Hay varias clases de plastidios: los **cloroplastos** que tal vez son los plastidios más importantes y que contienen un pigmento llamado **clorofila** que le da a la planta su color verde y es imprescindible para que la planta pueda manufacturar el alimento; los **leucoplastos** que, según se cree, sirven como centro de almacenaje de ciertos materiales en el citoplasma; los **cromoplastos** que debido a los pigmentos que contienen, son los plastidios que le dan color a las flores y a los frutos de muchas plantas. En las células animales no hay plastidios.

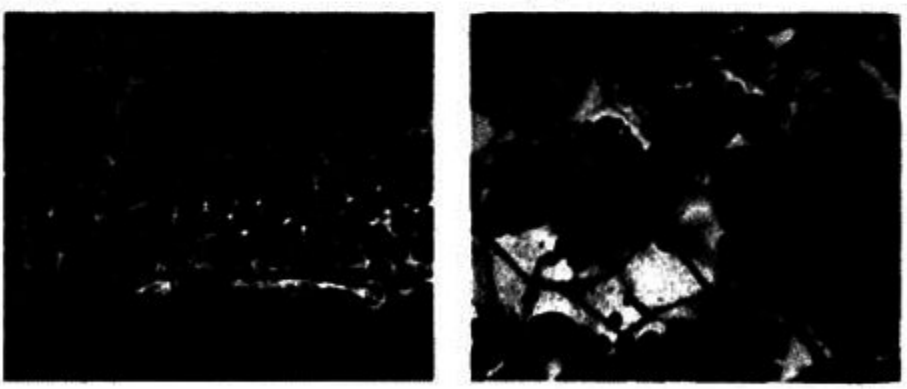


FIG. 6-9. Las células vegetales muestran a menudo numerosas inclusiones. Las más notables son los cloroplastos. Estos se pueden observar en la fotografía de la izquierda, en células de musgo. A la derecha se muestran gránulos de almidón en las células de la papa blanca. (Fotografía de la izquierda, cortesía del Dr. Kulbier Gill, Williams College y la fotografía de la derecha, cortesía de John Kimball.)

Los **centriolos** (Fig. 6-8d) son pequeñas partículas que se tiñen fuertemente y que se observan, cerca de la membrana nuclear, en células que no se están dividiendo. A través del microscopio electrónico el centriolo se ve como un pequeño

cilindro en forma de barril. Sus paredes están compuestas de nueve fibras paralelas. En las células que tienen dos centriolos, éstos se separan y se dirigen hacia los lados opuestos de la célula, un poco antes de que comienza la división celular. En las células que tienen un solo centriolo, parece que un nuevo centriolo crece perpendicular al centriolo viejo, y los dos centriolos se separan. Se han formulado hipótesis que afirman que el centriolo puede jugar un papel importante en la formación de ciertas estructuras fibrosas, llamadas **fibras** del **huso,** a lo largo de las cuales los cromosomos de la célula emigran durante la división celular. El centriolo no parece ser imprescindible para la división celular, ya que muchas plantas superiores pueden dividirse sin ellos. Naturalmente que es posible que los centriolos no se hayan descubierto todavía en estas células.

Las **mitocondrias** (Fig. 6-8e) se ven como esferas o como estructuras en forma de salchicha esparcidas a través del citoplasma. Generalmente se encuentran en las regiones celulares de mayor actividad metabólica, y en mayor número, en células que tienen la mayor actividad metabólica, como son las células hepáticas y las células musculares. Cuando las mitocondrias se separan por centrifugación (Fig. 6-10) del resto de los componentes celulares se pueden estudiar sus actividades metabólicas características. Las mitocondrias aisladas pueden descomponer los compuestos orgánicos en anhídrido carbónico y agua. Cuando esto ocurre, energía se libera. Parece pues, que las mitocondrias son los centros de la actividad respiratoria de la célula y que en ellas se origina el anhídrido carbónico y el agua que se exhalan al respirar.

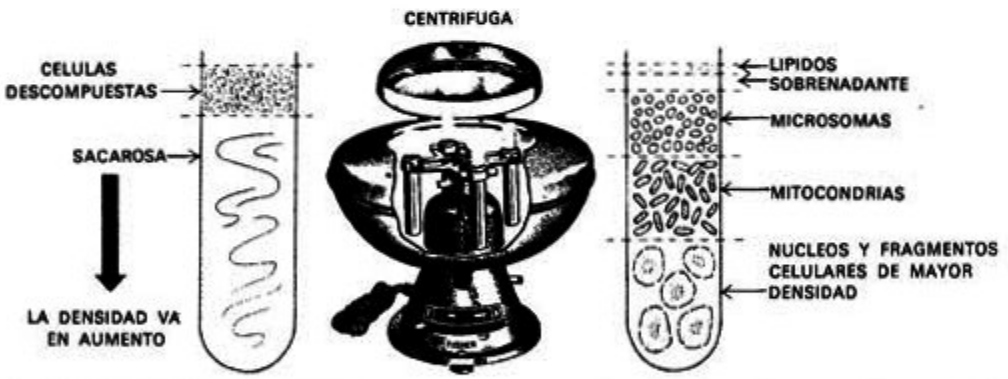


FIG. 6-10. Fracciones celulares tales como las mitocondrias, se pueden estudiar después de que se han separado por centrifugación. Como la velocidad de respiración de la fricción mitocondrial es tan elevada, es razonable asumir que las mitocondrias son las responsables de la liberación de energía en la célula viviente intacta. (La reproducción de la centrifuga se hizo con el permiso de la Fisher Scientific Co.)

El microscopio electrónico ha revelado con lujo de detalles la estructura de las mitocondrias. Los cortes seccionales, muestran que las mitocondrias poseen pliegues en su membrana intermedia. Estos pliegues que se llaman **crestas,** forman divisiones que se extienden dentro de la cavidad de la mitocondria. Estas crestas aumentan el área superficial dentro de las mitocondrias. En las crestas hay grupos de enzimas y de otros tipos de moléculas, que, en conjunto, se conocen como **cadenas respiratorias** de la célula. Dentro de cada cadena respiratoria las moléculas de azúcar y los compuestos de carbono reaccionan durante el proceso res-

piratorio. Como se podría predecir, hay una relación directa entre el número de crestas en las mitocondrias y la actividad de las células de las cuales provienen las mitocondrias. Las mitocondrias de las células muy activas tienen un gran número de crestas. Esto, como es de esperarse, aumenta el área superficial en donde se llevan a cabo las reacciones liberadoras de energía (Fig. 6-11).

El microscopio electrónico revela también la existencia de un sistema de canales muy complejos que se extienden a través del citoplasma. Estos canales a menudo aparecen como invaginaciones de la membrana plasmática. También parece que se conectan con la membrana nuclear, pero no se ha llegado a un acuerdo general de que esto sea así. Todo este sistema de canales se llama **retículo endoplasmático** (Fig. 6-8f). Se cree que el retículo endoplasmático funciona en el transporte de materiales desde el medio extracelular hasta el citoplasma, como también en el transporte de materiales desde el núcleo hasta el citoplasma. Esta hipótesis está apoyada por el hecho de que en la superficie interna de estos canales se encuentran pequeñas esferas llamadas **ribosomas** (Fig. 6-8g). Al ribosoma se le llama así porque contiene altas concentraciones de ácido ribonucleico (RNA). Los ribosomas son centros de síntesis de proteínas.

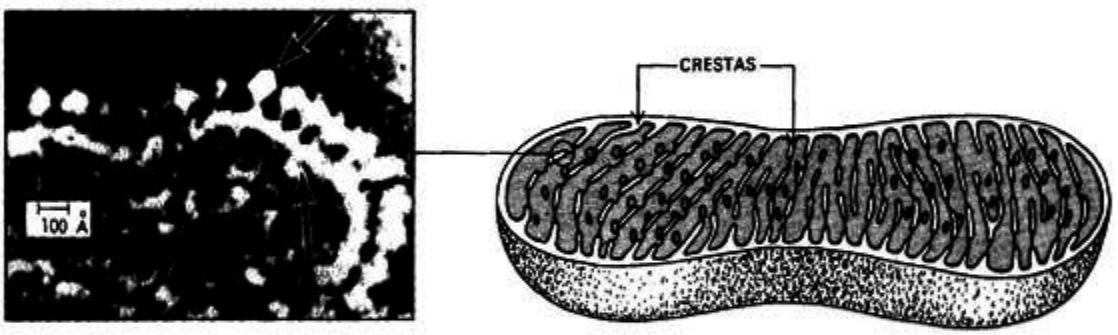


FIG. 6-11. Basándose en la hipótesis sobre su función se puede predecir que las mitocondrias de las células pertenecientes a tejidos con altas velocidades respiratorias muestran correspondiente mayor número de crestas. Este dibujo exhibe parte de una mitocondria del músculo del ala de la mosca, Caliphora. Compare este dibujo con las crestas de las mitocondrias del páncreas, Fig. 6-8. Metabólicamente el páncreas no es tan activo como el músculo del ala de un insecto. En el tejido activo, las mitocondrias no sólo tienen más crestas, sino que hay también un mayor número de mitocondrias. (Fotografía cortesía del Institute of Enzyme Research, University of Wisconsin.)

El **complejo Golgi** (Fig. 6-8h) está formado por un grupo de sacos aplanados, paralelos y de superficie suave, que se encuentran dentro del citoplasma. Estos sacos contienen numerosas invaginaciones o pequeños bolsillos. Algunas veces, el complejo de Golgi parece un retículo endoplasmático, pero sin ribosomas. No se conoce la función exacta del complejo de Golgi. La evidencia indica la posibilidad de que tenga algo que ver con la excreción y el transporte de partículas hacia dentro y fuera de la célula.

El microscopio electrónico revela la presencia en el citoplasma de una estructura semejante a las mitocondrias; ésta es los **lisosomas** (Fig. 6-8i). Los lisosomas son una estructura en forma de vesícula que contiene enzimas que catalizan el rompimiento de las grandes moléculas de grasas, proteínas y ácidos nucleicos en moléculas más pequeñas. Estas moléculas más pequeñas se pueden utilizar

como fuente de energía. Puede ser que los lisosomas aislen del citoplasma este sistema de enzimas digestivas, evitando así que la célula se digiera a sí misma. Esta hipótesis está apoyada por el hecho de que cuando se rompe la membrana de los lisosomas, las células sufren descomposición química o **lisis.** Se ha notado que al morir se rompen las mitocondrias y los lisosomas. Es posible que el rompimiento de los lisosomas contribuya a los rápidos cambios irreversibles que se producen después de la muerte.

6-5 EL NUCLEO

El núcleo (Fig. 6-8j) es comúnmente el rasgo anatómico más sobresaliente de la célula. La mayor parte de los núcleos celulares pueden verse con facilidad bajo el microscopio de luz; el núcleo sobresale como un cuerpo un poco más denso que el citoplasma que lo rodea. El núcleo posee una membrana limitante, la **membrana nuclear** o **cubierta nuclear** (Fig. 6-8k) que separa el contenido nuclear o **nucleoplasma** del citoplasma. Esta membrana y el núcleo tienen la misma relación que la membrana plasmática y el citoplasma, o sea que, de instrumento regulador de los materiales que pasan hacia dentro y fuera del núcleo. El microscopio electrónico revela que la membrana nuclear tiene poros muy definidos a través de los cuales las substancias nucleares pueden pasar hacia el citoplasma y viceversa.

Cuando una célula viva de la cebolla se tiñe con yodo, el número toma, mucho más fácilmente que el citoplasma, un color marrón rojizo. Esto permite que el núcleo resalte claramente sobre el fondo citoplasmático. Un examen muy minucioso revela que solamente algunas partes del nucleoplasma han tomado colorante. Especialmente se hacen muy visibles uno o más **nucleolos** (Fig. 6-8l), que son pequeños cuerpos esféricos. Los nucleolos son estructuras sumamente variables, que a menudo cambian de forma y tamaño. Cuando una célula se está dividiendo, los nucleolos desaparecen y luego reaparecen rápidamente después que la división celular ha terminado. Se desconoce su función exacta. Un análisis químico muestra que los nucleolos son muy ricos en RNA, un hecho que apoya la hipótesis de que ellos toman parte en las síntesis de proteínas y de ácidos ribonucleicos.

La mayor parte del colorante tomado por el nucleoplasma se encuentra en una substancia llamada **cromatina.** La cromatina (que viene de una palabra griega que quiere decir color) se llama así por su afinidad hacia ciertos colorantes. La cromatina se encuentra en forma de hilos o cintas en el núcleo. Estas cintas flotan en el nucleoplasma en un patrón irregular; a veces forman una especie de red y otras tienen una apariencia granular. La naturaleza y función de la cromatina será discutida más ampliamente en la Sección 6-7.

6-6 ¿COMO SABEMOS ESTAS COSAS?

Hasta ahora hemos discutido únicamente los *hechos* que se refieren a la estructura celular, como los revelan el microscopio de luz y el microscopio electrónico. Hemos anotado también, muy brevemente, las funciones de cada organoide celular.

Aunque esta discusión seguramente no da la más vaga idea del trabajo tan exhaustivo que fue necesario para la determinación de la estructura y función de estos organoides. El caso de la membrana plasmática ya ha sido mencionado antes.

la función de algunos de los organoides es aún muy dudosa. Un ejemplo es el aparato de Golgi. Algunos citólogos creen que el complejo de Golgi es un área de almacenamiento temporal de las substancias producidas por los ribosomas antes de que estas substancias sean transportadas fuera de la célula. La base de esta hipótesis se desprende del hecho de que el aparato de Golgi parece ser únicamente una área especializada del retículo endoplasmático. No tiene ribosomas adheridos pero sí tiene vacuolas (las cuales a menudo contienen las substancias producidas por los ribosomas). Otros citólogos han formulado la hipótesis de que el complejo de Golgi participa en la formación de membranas adicionales, durante el crecimiento y las subsecuentes divisiones de la célula. La observación de que el complejo de Golgi parece comunicarse con las membranas nuclear y plasmática a través del retículo endoplasmático apoya esta hipótesis.

Nótese que hemos presentado dos hipótesis diferentes para explicar la función de uno de los organoides celulares. Esto ocurre con frecuencia en la ciencia. En primer lugar las dos hipótesis, en este caso, no se excluyen mutuamente; puede que *ambas* sean correctas. Las predicciones que pueden hacerse al aceptar una no excluyen necesariamente las predicciones que pueden hacerse si se acepta la otra. Ambas hipótesis sobreviven porque no se han hecho observaciones experimentales que *contradigan* las predicciones. Mientras no se hagan estas observaciones o experimentos, no hay manera de rechazar ninguna de las dos hipótesis, ni tampoco ninguna otra que esté de acuerdo con lo que se sabe hoy sobre el complejo de Golgi.

6-7 LA FUNCION DEL NUCLEO

La combinación de un organismo experimental apropiado y de ciertas técnicas experimentales adecuadas, abren a menudo caminos para una serie de experimentos que establecen y confirman definitivamente una hipótesis científica. Esta confirmación se observa en los experimentos de Hämmerling con el alga marina llamada *Acetabularia*. La ilustración 6-12 muestra una fotografía de algunas células de *Acetabularia*. Cada tallo, con su parte superior en forma de sombrilla, forma una sola célula, que puede alcanzar una longitud hasta de cinco centímetros. El núcleo de la célula siempre se encuentra en el tallo. Este hecho, unido a su gran tamaño, hace de la *Acetabularia* un organismo ideal para estudiar y determinar la función del núcleo en la vida de la célula.

En su primer experimento, Hämmerling dividió la *Acetabularia* por la mitad, como se ilustra en la Fig. 6-13. La mitad que quedó sin núcleo vivió durante algún tiempo pero luego murió. La mitad con núcleo regeneró una nueva sombrilla y continuó viviendo y reproduciéndose. Hämmerling repitió el mismo experimento con muchas células de *Acetabularia* observando siempre los mismos resultados. A partir de estas observaciones Hämmerling concluyó que aunque el núcleo *no es*

necesario para que la célula viva, *sí es* necesario para que la vida continúe y para que se regenere una parte perdida.

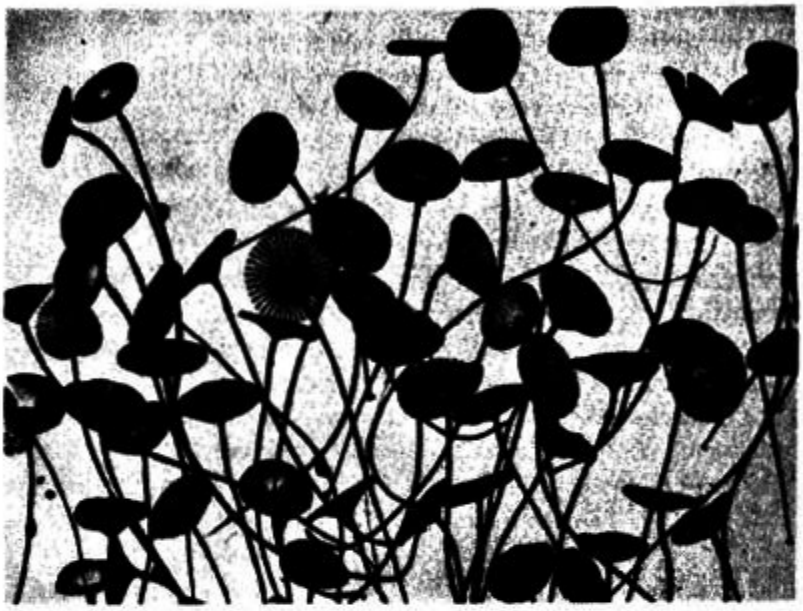


FIG. 6-12. El alga *Acetabularia mediterránea*. Cada sombrilla con su tallo forma una célula única. (Fotografía cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago.)

El hecho de que la parte superior de la célula de *Acetabularia* no regeneró la parte inferior, mientras que la parte inferior con el núcleo, sí regeneró la parte superior, permite formular la hipótesis de que el núcleo es necesario para que se realice la regeneración.

FIG. 6-13

Hipótesis: *Si...* el núcleo de la *Acetabularia* es necesario para la regeneración,...

Predicción: *entonces...* un tallo de *Acetabularia* aislado sin núcleo no podrá regenerar una sombrilla.

Para probar esta hipótesis Hämmerling llevó a cabo el experimento que se muestra en la Fig. 6-14. Nótese que en este caso el tallo, sin núcleo, todavía regenera una sombrilla. Estos resultados contradicen la hipótesis.

FIG. 6-14

Sin embargo, después de un *segundo* corte en el mismo tallo que regeneró la primera sombrilla, éste no pudo regenerar una segunda sombrilla (Fig. 6-15). Así que sólo era necesario modificar un poco la hipótesis original en el sentido de especificar que la presencia del núcleo era esencial para la regeneración *continuada* de las sombrillas en la célula de la *Acetabularia*.

FIG. 6-15

Ahora es posible proponer una hipótesis un poco diferente para explicar los resultados de estos primeros experimentos. Quizás el núcleo secretaba cierto tipo de «substancia regenerativa» en el citoplasma que lo rodeaba. La presencia de esta substancia regenerativa permitió al tallo de la *Acetabularia* regenerar la primera sombrilla. A la segunda sección del tallo le fue imposible regenerar la segunda sombrilla debido a que éste había utilizado toda la substancia regenerativa que le había dado el núcleo y no pudo producir por sí mismo la substancia.

Esta hipótesis puede ponerse a prueba cortando el tallo de la célula a diferentes distancias del núcleo. Si la hipótesis es correcta, se podría predecir una correlación entre la intensidad del poder regenerativo que poseen las secciones y su cercanía al núcleo; las secciones más cercanas al núcleo deberán tener un mayor poder regenerativo.

Experimentos de este tipo, llevados a cabo con diferentes clases de células, llevaron a la conclusión de que el núcleo es el centro de control de prácticamente todos los procesos vitales que lleva a cabo la célula. Aunque es cierto que las células continúan viviendo por cierto tiempo, aún después de habérseles sacado sus núcleos, estas células son incapaces de crecer o de reproducirse y, tarde o temprano, mueren. Se notó anteriormente que algunos elementos celulares citoplásmicos son responsables de los procesos respiratorios productores de energía en la célula

y de la síntesis de proteínas. Pero ni aun esto hace que la célula sea independiente del núcleo en cuanto a sus procesos vitales continuados. Hasta estas estructuras citoplásmicás especializadas parecen depender del núcleo para su continuo funcionamiento. Por lo tanto, el núcleo surge como la parte más importante de la célula.

Hay otro aspecto relacionado con el núcleo que puede demostrarse al experimentar con dos tipos diferentes de *Acetabularia*. Las dos especies de *Acetabularia*, *Acetabularia mediterránea* y *Acetabularia crenulata*, se escogieron porque difieren notablemente en la forma de la sombrilla. En estos experimentos se notó que al cortar las sombrillas cada especie regeneraba una sombrilla típica de su especie (Fig. 6-16). Estos resultados no son sorprendentes. Nosotros dábamos por sentado que esto debía suceder así, lo mismo que esperamos que los leones tengan leones cachorros y los humanos niños.

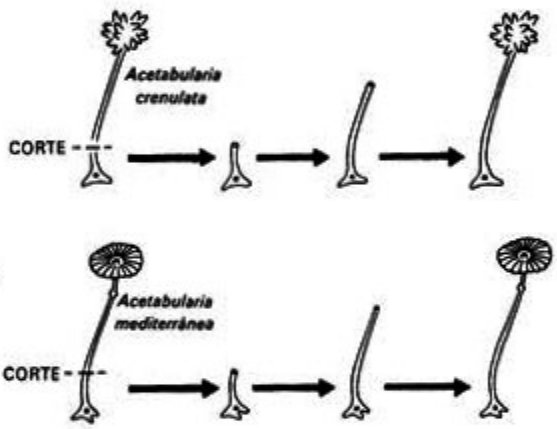


FIG. 6-16

Supongamos, no obstante, que una sección del tallo de una especie se injerte en un tallo de la otra especie sin sombrilla pero con núcleo. Se pueden realizar dos tipos de experimentos: el injerto de una sección de tallo de *A. mediterránea* en la raíz nucleada de *A. crenulata*, y el injerto de un tallo de *A. crenulata* en una raíz nucleada de *A. mediterránea*. El objeto es ver qué porción de la célula (si el citoplasma o el núcleo) determina las características de la sombrilla regenerada. Los resultados se ilustran en la Fig. 6-17. Nótese que en ambos experimentos la sombrilla regenerada corresponde a la especie de la cual se tomó el tallo. Pero si se corta esta sombrilla y se deja que se regenere una segunda, esta segunda tendrá las características correspondientes de la especie que recibió el injerto y que tenía el núcleo.

¿Cómo se pueden explicar estos resultados? Considere la hipótesis de que el núcleo segrega una substancia regeneradora que va al citoplasma. Esta hipótesis puede modificarse y ampliarse eficazmente para que explique las observaciones experimentales. Quizás la primera sombrilla regenerada se parezca a la especie de la cual provino la sección del tallo porque la sección del tallo injertada contiene algunas de las substancias regeneradoras que le dio el núcleo de su propia especie.

La substancia regeneradora se utiliza para producir la sombrilla nueva. Luego, no pudiendo producir más de la substancia regeneradora de su propia especie, tiene que valerse del núcleo de la otra especie para obtener la substancia que se necesita para la producción de la segunda sombrilla. De acuerdo con esta hipótesis la segunda sombrilla regenerada se parecerá a la de la especie de *Acetabularia* que dio la sección nucleada y así sucede.

FIG. 6-17

De los resultados de estos experimentos, también se puede predecir lo que sucederá si dos raíces nucleadas de *A. mediterránea* y *A. crenulata* se fusionan de tal manera que ambos núcleos contribuyan a la regeneración de una nueva sombrilla.

La figura 6-18 muestra los resultados de este experimento. En este caso se obtiene una sombrilla híbrida que exhibe características de las sombrillas de ambas especies. Estos resultados encajan muy bien dentro de la hipótesis. Podríamos imaginar que ambos núcleos envían su propio tipo de substancia regeneradora. Puesto que ambas substancias se utilizan en la regeneración de la sombrilla, se esperaría una sombrilla híbrida.

De los experimentos con *Acetabularia*, podríamos derivar una conclusión tentativa sobre la función del núcleo en esta alga. Trabajos semejantes se han hecho

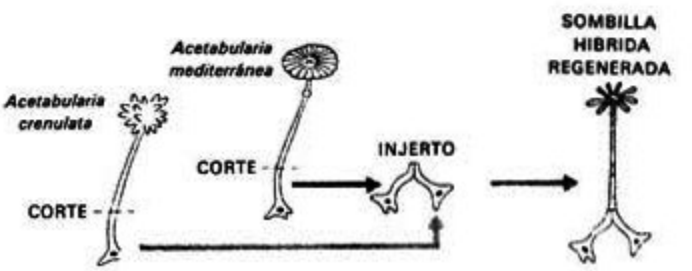


FIG. 6-18

en muchas otras plantas y células animales y todos indican que estas conclusiones pueden extenderse para incluir casi todos los otros tipos de células.

1) *El núcleo es responsable de la continuidad celular y parece ser necesario para la reproducción y regeneración de las partes perdidas.* En apoyo a esta hipótesis puede notarse que las células que no poseen núcleo en su etapa adulta (como son los glóbulos rojos sanguíneos de la mayoría de los mamíferos) no pueden reproducirse. Tampoco tienen una vida muy larga. Por lo tanto tienen que originarse a partir de otro tipo de célula. En el caso de los glóbulos rojos sanguíneos, las células productoras se encuentran en la médula ósea.

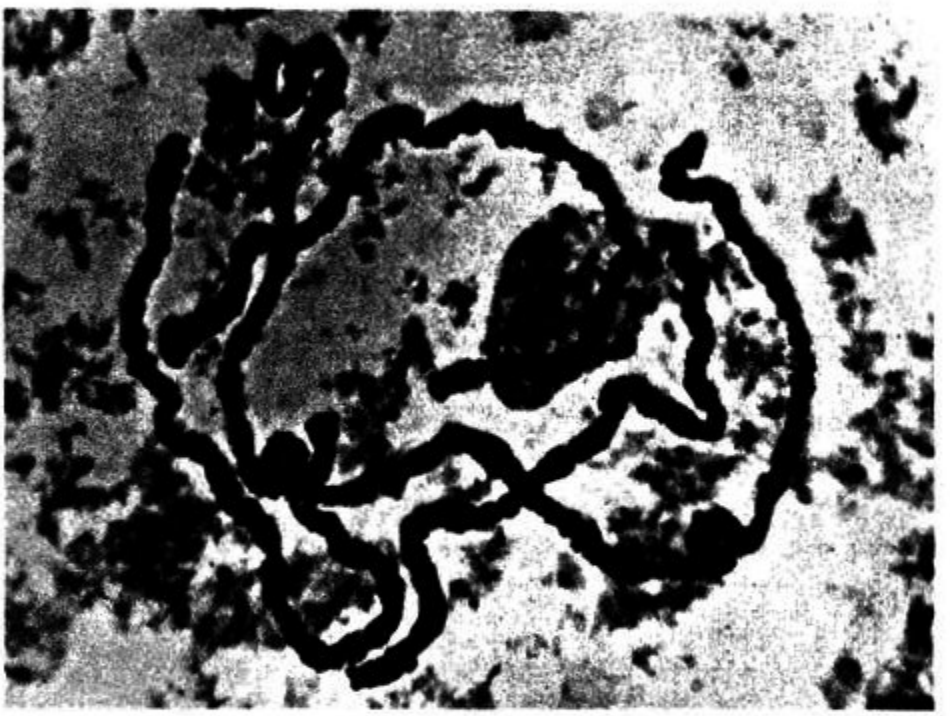


FIG. 6-19. Fotografía de un cromosoma obtenido de las glándulas salivales de la mosca frutera. Las bandas obscuras representan áreas de diferente densidad de materiales. El cromosoma está compuesto en su mayor parte por proteínas y ácido deoxirribonucleico (DNA). (Cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago.)

2) *El núcleo, a través de ciertas interacciones con el citoplasma, determina qué tipo de citoplasma nuevo se reproducirá.* El núcleo parece producir ciertas substancias que hacen que el citoplasma funcione de una manera determinada. Estableciendo la analogía con una obra de construcción, el núcleo sería la oficina del supervisor de la obra donde se encuentran todos los planos para la construcción de todo el edificio. El supervisor comunica las ideas del arquitecto a los jefes de brigadas que están bajo sus órdenes. Estos jefes de brigadas salen de la oficina (que representa el núcleo) y van al área donde están trabajando los obreros. Esta área vendría a representar el citoplasma. Es ahí donde se ejecutarán las órdenes del supervisor.

Ahora es preciso examinar la naturaleza de la cromatina, el material que se colorea fuertemente en el núcleo. Los análisis químicos nos informan que la cromatina está formada de una **nucleoproteína.** Las nucleoproteínas son substancias complejas formadas por ácidos nucleicos y proteínas. En la cromatina, el ácido nucleico es el ácido deoxirribonucleico DNA. Cuando las células empiezan a dividirse la cromatina se organiza en los **cromosomas,** término que quiere decir «cuerpos coloreados». En la figura 6-19 se ilustra uno de los llamados «cromosomas gigantes» de las células de las glándulas salivales de las moscas fruteras.

También dentro del núcleo y asociado con el nucleolo se encuentra un tipo de ácido ribonucleico (RNA). Parte de este RNA puede pasar del núcleo al citoplasma; en el citoplasma se dirige hacia los ribosomas para participar en la síntesis de proteínas. A la luz de estos hechos, se puede suponer una tercera función del núcleo. Esta función ha sido quizás sugerida por la última serie de experimentos con las dos especies de *Acetabularia.*

3) *El núcleo lleva los factores hereditarios de la célula, permitiendo así que sus características hereditarias pasen a sus descendientes.* Los factores hereditarios se hallan en aquella porción del nucleoplasma llamada cromatina.

6-8 EL TAMAÑO DE LA CELULA

Las células presentan una gran variedad de tamaños y formas. La diferencia de tamaño entre las células más pequeñas y las más grandes se puede comparar con la diferencia de tamaño que hay entre una bacteria y una ballena. Aún en los tipos de células más comunes la variación en tamaño está entre 1 y 100 micras, siendo esta dimensión casi imposible de ser vista por el ojo humano. Las células enormes como la *Acetabularia* (hasta 5 cm.) o un huevo de avestruz que es una sola célula (casi 8 cm.) son más bien excepciones de la regla.

Se podría preguntar entonces, cuál es el límite en el tamaño de las células o si en realidad existe un límite en su tamaño. La contestación se hace obvia si se recuerda que todas las células dependen de los materiales alimenticios que pasan del medio externo a la célula. Las células también dependen de la membrana celular tanto para tomar el agente oxidante para la respiración como para la excreción de los productos de desecho. La difusión de los materiales hacia dentro y fuera de la célula tiene que llevarse a cabo a través de la membrana celular.

Así pues, la pregunta sobre cuánto puede crecer una célula determinada, se convierte en un problema de pura geometría. Cuando la esfera aumenta en tamaño, su volumen aumenta en una proporción igual al cubo del radio. Sin embargo, el área superficial aumenta solamente en una proporción igual al cuadrado del radio. Este mismo principio, ligeramente modificado, se aplica a cualquier otra forma tridimensional que la célula pueda adoptar. La célula no crecerá más allá del tamaño máximo que pueda permitirse llevar a cabo con éxito sus procesos vitales. Si se excede este límite, la célula tendrá que dividirse en dos células o morir (Fig. 6-20).

Con base en lo anterior, podríamos hacer una predicción sobre la relación entre el tamaño celular y la velocidad de su actividad metabólica. Las células

en las regiones de crecimiento acelerado o en los tallos de las plantas por ejemplo, se dividen constantemente y por lo tanto son muy activas metabólicamente. Estas células son sumamente pequeñas. Mientras más pequeñas sean las células, mayor será el área por unidad de volumen de material viviente. En esta forma el intercambio de material alimenticio y de desperdicio celular puede ocurrir rápidamente. El gran tamaño que alcanzan algunos huevos está directamente relacionado con el hecho de que mientras no sean fertilizados son relativamente inactivos y por esto pueden mantener una baja relación entre la superficie de la membrana celular y el volumen del material viviente que se encuentra dentro de la membrana. Después de la fertilización el huevo se vuelve extremadamente activo; por eso, su primera actividad tiene que ser una división rápida. La división trae como consecuencia una relación proporcional del área superficial con el material viviente que está dentro de la membrana; esto hace posible que la célula pueda responder a las nuevas demandas para el intercambio rápido de substancias.

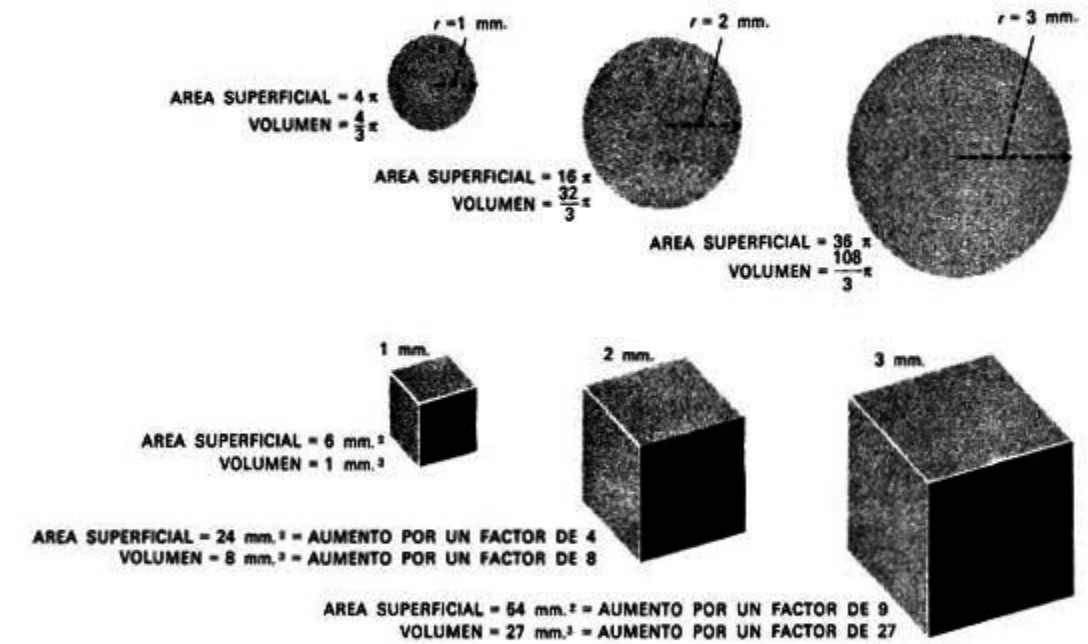


FIG. 6-20. El problema sobre cuándo debe ocurrir la división de una célula es similar a un problema de geometría. Es decir, tan pronto como el volumen de masa de una célula aumente hasta llegar a un punto en el cual el área superficial no es suficiente para suplir materiales nutritivos y eliminar desperdicios, la célula tiene que dividirse.

6-9 LA MEMBRANA CELULAR: UN ESTUDIO DE SU FUNCION

Mediante el uso de trazadores radioactivos y técnicas microquímicas sumamente delicados, los biólogos han prestado mucha atención al problema de cómo pasan las substancias a través de la membrana para entrar o salir de la célula. El experimento que se presenta en la Fig. 6-21 muestra una membrana animal dentro de

la cual se ha colocado una solución de plasma sanguíneo (proteína), un monosacárido (glucosa) y una sal inorgánica (cloruro de sodio). La membrana que contiene estas substancias se coloca en agua destilada.

Después de dos horas, el agua destilada por fuera de la membrana animal se analiza para determinar la presencia de plasma, glucosa y sal. La prueba da negativa para el plasma; éste no pasa hacia el agua destilada a través de la membrana. Las pruebas para glucosa y sal dan positivas, evidentemente estos compuestos pasaron hacia el agua destilada a través de la membrana.

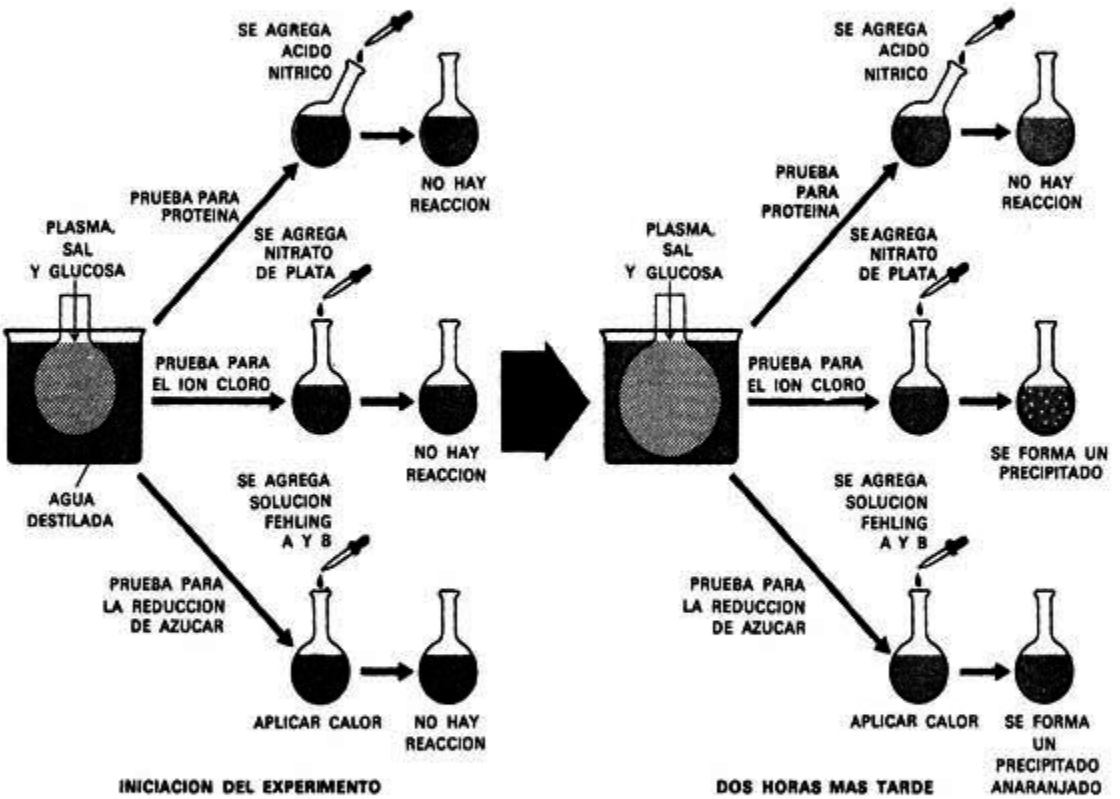


FIG. 6-21. Serie de experimentos llevados a cabo para investigar la naturaleza de las membranas en relación con las soluciones que contienen. Nótese el cambio en el volumen de la membrana después de dos horas.

Estos resultados muestran que las membranas son **permeables** a la glucosa y al cloruro de sodio, pero **impermeables** al plasma. Los términos permeable e impermeable se utilizan en relación con las substancias envueltas. Una membrana puede ser permeable a la glucosa, mientras que la otra puede que no lo sea. Como en un tamiz, la membrana que se utiliza en este experimento es selectiva, es decir, permite que algunas substancias pasen a través de ella mientras que impide que otras lo hagan. A este tipo de membranas se le llama entonces **semipermeable** o de **permeabilidad diferencial.**

Sin embargo, nótese que en este experimento sucedió algo más. La bolsa membranosa se hinchó, signo de que algo había entrado en ella. Puesto que fuera de la misma había sólo agua, habrá que concluir que las moléculas de glucosa y de sal salieron y las de agua entraron. Por lo tanto, esta membrana es permeable a las moléculas de agua.

Si se comparan cuantitativamente las cantidades de sal y glucosa que se encuentran en el agua fuera de la membrana, con las cantidades de sal y glucosa que se encuentran dentro de la membrana, se hallará que son iguales. Las moléculas e iones en solución están en un estado de movimiento constante. Por ejemplo si la sal sulfato de cobre se disuelve en agua destilada, el cobre y los iones de sulfato se esparcerán entre las moléculas de agua. Después de cierto tiempo en todas las partes del recipiente habrá la misma cantidad de iones de cobre y sulfato. Esto se debe a que *todas las moléculas, átomos o iones, cuando están en solución tienden a moverse de un área de mayor concentración a una de menor concentración.* A este movimiento se le llama **difusión.** Cuando todos los iones de cobre y de sulfato se han distribuido igualmente a través del agua se dice que se ha alcanzado un **equilibrio.** Esto *no* quiere decir que los iones han dejado de moverse. Lo que quiere decir, en términos de probabilidad, es que por cada ión que se mueve de la izquierda a la derecha del recipiente, hay otro ión que se mueve en sentido opuesto. El efecto neto de este fenómeno es similar al que se obtendría si las partículas no se movieran en absoluto. Al equilibrio que existe en esta situación se le llama **equilibrio dinámico.** Después de esta explicación, es fácil formular una hipótesis que explique los resultados del experimento relacionado con la membrana animal que contiene plasma sanguíneo, glucosa y cloruro de sodio. Las moléculas de glucosa y los iones de sodio y cloro debieron haber pasado a través de la membrana hasta llegar al agua destilada por el proceso de difusión. Al principio pasan más moléculas e iones de la bolsa al agua destilada que del agua destilada a la bolsa. Esto se debe a que la *concentración* de moléculas e iones es más grande dentro de la membrana que fuera. Para cada molécula e ión que pasó hacia la membrana, probablemente 1.000 moléculas pasaron al agua destilada. Como es de esperarse, al continuar el proceso de difusión, la concentración de moléculas e iones dentro de la membrana se acerca a la concentración externa y el ritmo de difusión se reduce. Finalmente, el número de moléculas que pasan a través de la membrana hacia la parte externa se hace igual al número de partículas que pasan hacia la bolsa. En este punto se alcanza un equilibrio dinámico. Este equilibrio no se obtuvo con las moléculas de proteína del plasma sanguíneo, ya que estas no pueden pasar a través de la membrana.

Los resultados que se obtuvieron en este experimento con la membrana se duplicaron usando células individuales. En general, las proteínas no atraviesan la membrana plasmática de las células. Sería lógico preguntarse por qué sucede esto. El hecho de que las fotografías del microscopio electrónico revelan que la membrana celular está perforada por poros tan pequeños, que su diámetro debe medirse en angstrons, sugiere una hipótesis. Podría formularse ésta diciendo que solamente las moléculas lo suficientemente pequeñas, pueden pasar a través de los poros de la membrana para entrar a la célula. Esta hipótesis está apoyada por el hecho de que las moléculas pequeñas, como las de agua, generalmente pasan

libremente hacia dentro y hacia fuera de la célula, mientras que otras moléculas grandes, como las de proteínas, generalmente no pueden hacerlo.

Sin embargo, otras observaciones, contradicen esta hipótesis. Los iones de sodio se mantienen fuera de las células nerviosas en reposo, a pesar de que son mucho más pequeños que los poros más pequeños de la membrana plasmática. De una manera similar, bajo ciertas condiciones, las grandes moléculas de ácidos nucleicos entran a algunas células. Por lo tanto, la hipótesis del poro puede explicar los movimientos de algunas pero no de todas las substancias que pasan dentro o hacia fuera de las células. Las células de muchos organismos diferentes pueden concentrar moléculas o iones hasta un grado mucho más alto que el existente en el medio que las rodea. Muchas de estas moléculas e iones son de dimensiones tan pequeñas que podrían pasar fácilmente hacia fuera de la célula, y puesto que la difusión ocurre de una región de mayor concentración a otra de menor concentración, se podría predecir que esto sucedería, pero sin embargo no sucede. Se podría preguntar, por qué en el experimento con la membrana se obtuvieron concentraciones iguales de moléculas de glucosa y de iones de sodio y cloro en ambos lados de la membrana, cuando en otros tipos de células no se obtiene necesariamente este equilibrio.

Experimentos adicionales sugieren la respuesta. Se ha demostrado que la velocidad respiratoria de las células que están concentrando iones o moléculas en contra de un gradiente normal de concentración, es mucho más alta que la velocidad respiratoria de células similares que no concentran las mismas moléculas o iones. Parece evidente, que mediante el empleo de energía estas células mantienen una alta concentración de las substancias disueltas dentro de ellas. Un grupo similar de células, intactas pero no vivientes, no es capaz de mantener esta alta concentración de sales. Estas células, al no estar vivas, son incapaces de emplear la energía necesaria para mantener los iones o moléculas dentro de sus membranas. La ley de difusión gana y las concentraciones de substancias dentro y fuera de estas células no vivientes, se igualan rápidamente (Fig. 6-22).

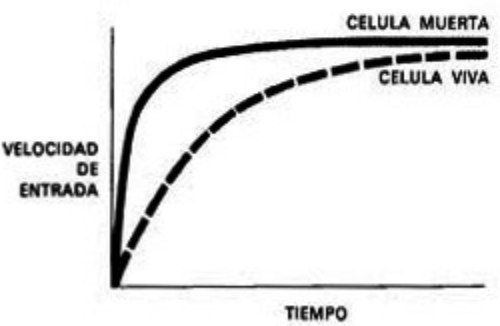


FIG. 6-22. Esta gráfica muestra la entrada de iones colocados en el medio líquido que rodea en células vivas y las células muertas. Note que las células vivas son capaces de ofrecer cierta resistencia a la difusión de los iones hacia la célula. Una gráfica de la velocidad respiratoria de estas células muestra que éstas deben gastar más energía para conseguirlo.

Los poros en la membrana plasmática de los glóbulos rojos tienen un diámetro de 7 Å. Sin embargo las moléculas de glucosa que tienen 8 Å de diámetro, son capaces de penetrar a las células. En este caso, también los experimentos muestran que los glóbulos rojos están gastando energía; éstos deben realizar un cierto trabajo para mantener la glucosa dentro. A este proceso se le llama **transporte activo;**

en oposición al transporte pasivo de substancias hacia dentro y fuera de la célula por pura difusión. En este último proceso, las células no gastan ninguna energía.

Hasta ahora, no se ha presentado ninguna hipótesis que explique todos los tipos de movimientos de materiales que se sabe que ocurren a través de la membrana plasmática. Se ha sugerido que la polaridad de las moléculas de fosfolípidos, que forman parte de la membrana plasmática, lo mismo que la polaridad de las moléculas que pasan a través de ella podrían determinar si la substancia pasa o no. A la luz de nuestro conocimiento actual es preferible imaginar la membrana plasmática como una capa limitante activa, en lugar de una estructura rígida e inflexible. Podríamos imaginarla como algo similar a una línea de hombres colocados a unos pocos pasos los unos de los otros. Su obligación es la de guardar cierta área, asegurándose de que solamente las personas o los vehículos debidamente identificados, pasen a través de la línea. Si un vehículo más grande necesita pasar a través de la línea, los hombres se pueden hacer a un lado para dejarlo seguir. Si una persona pequeña, sin las credenciales apropiadas, se aproxima a la línea, los hombres se unen más para impedir el paso de aquélla. No podemos utilizar este ejemplo en el caso de células no vivientes. En cambio se puede imaginar la membrana plasmática de una célula no viviente como algo similar a una línea de postes clavados en la tierra alrededor de un área determinada. Bajo estas condiciones, el espacio entre los postes no puede adaptarse y se obtiene un equilibrio dinámico solamente entre los iones o moléculas de aquellas substancias que son capaces de pasar entre los postes.

La hipótesis implícita en esta analogía imagina la membrana plasmática como algo más que una estructura pasiva e inactiva. Esta hipótesis ayuda a explicar por qué no siempre se obtiene un equilibrio balanceado entre substancias similares en el interior y exterior de la célula. La hipótesis también asume que la célula juega un papel activo en la determinación de las substancias que entran por difusión y de las que no lo hacen a través de este proceso; además cuánta substancia entra. Sin embargo, algunas veces, las células deben gastar energía para mantener los iones o moléculas necesarias.

6-10 OSMOSIS Y PRESION OSMOTICA

Osmosis es el paso de un solvente a través de una membrana semipermeable y desde una región de mayor concentración a una de menor concentración. En un organismo viviente, el solvente es generalmente agua y la membrana semipermeable es comúnmente la de la célula. Puesto que las moléculas de agua son pequeñas, la célula está un poco restringida en cuanto a control directo que puede ejercer sobre la cantidad de agua que puede pasar a través de la membrana.

La figura (6-23a) muestra la difusión de agua y de moléculas de azúcar (sacarosa) a través de una membrana permeable a ambas substancias. Al principio, el agua está presente en ambos lados de la membrana, pero la sacarosa está solamente a la derecha. Debido a que en la parte izquierda de la membrana hay moléculas de agua solamente, mientras en la de derecha hay tanto moléculas de agua como de sacarosa, existe una mayor concentración de agua en el lado izquierdo de la

membrana. Por lo tanto, las moléculas de agua por simple difusión tienden a moverse a través de la membrana, desde la parte izquierda hacia la parte derecha y las moléculas de sacarosa se moverán en dirección contraria. Cada compuesto pasa del área de mayor concentración a la de menor concentración. A medida que avanza el tiempo la concentración de moléculas de sacarosa a la izquierda aumenta hasta ser igual a la concentración de la derecha. Al mismo tiempo, la concentración de moléculas de agua a la derecha aumenta hasta igualar la concentración a la izquierda. Por consiguiente, la razón de moléculas de azúcar a moléculas de agua, será la misma a ambos lados de la membrana. Después de haberse obtenido este punto, tanto las moléculas de sacarosa como las moléculas de agua continuarán pasando a través de la membrana, pero la concentración en ambos lados permanecerá constante. El sistema ha obtenido un equilibrio dinámico para ambos tipos de moléculas.

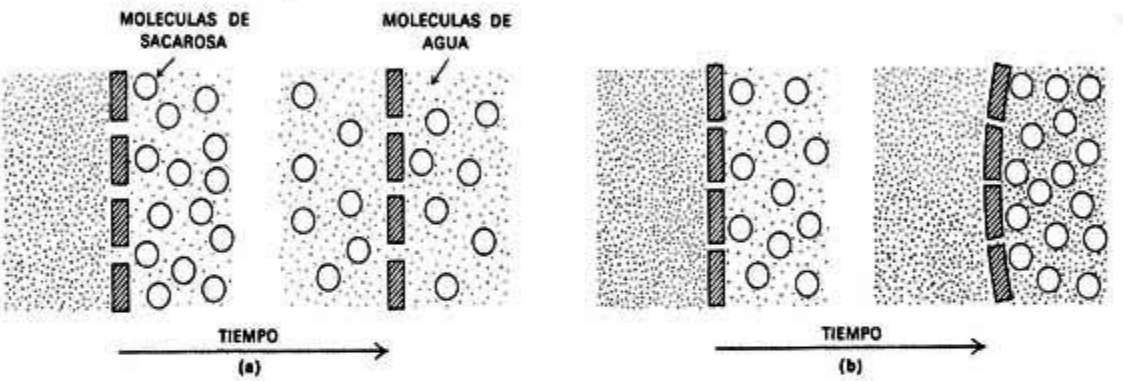


FIG. 6-23. (a) Difusión de sacarosa y moléculas de agua a través de una membrana que es permeable a ambas. Finalmente, las velocidades con que cada tipo de moléculas pasa a través de la membrana ya sea de un lado o del otro es igual. (b) Una membrana que es impermeable a la sacarosa pero permeable al agua. Las moléculas de agua pasan de izquierda a derecha, puesto que su concentración es mayor a la izquierda. La presión osmótica resultante ejerce una fuerza sobre la membrana.

Ahora bien, sería conveniente considerar la situación diagramada en la Fig. (6-23b). En este caso, la membrana es semipermeable. En otras palabras, esta membrana permite el paso libre de pequeñas moléculas de agua, pero restringe el de las moléculas grandes de sacarosa. Al principio, la sacarosa está en mayor concentración a la derecha y el agua en mayor concentración a la izquierda. En este sistema, las moléculas de sacarosa no pueden pasar de un área de mayor concentración a una de menor concentración; la membrana es impermeable a ellas. Las moléculas de agua, por otra parte, pueden pasar libremente a través de la membrana. Por tanto, éstas pasarán de un área de mayor concentración a otra de menor concentración, es decir, de la izquierda a la derecha. Desde luego, como resultado del movimiento al azar, las moléculas de agua también pasan de derecha a izquierda. Sin embargo, puesto que la concentración de moléculas de agua es mayor en la parte izquierda de la membrana, mayor número de moléculas pasarán de izquierda a derecha. El paso de estas moléculas de agua es un ejemplo de ósmosis.

En la figura (6-23a) se muestra un sistema que ha obtenido el equilibrio diná-

mico. En el sistema que se muestra en la figura (6-23 b) nunca se obtendrá esta condición, y he aquí el porqué: la concentración de agua a la izquierda es de 100%. Las moléculas de azúcar deben permanecer a la derecha, puesto que no pueden pasar a través de la membrana; por lo tanto, no importa cuantas moléculas de agua se muevan de un área de mayor concentración (la izquierda) hacia un área de menor concentración (la derecha), la concentración de agua a la derecha nunca igualará a la de la izquierda (es decir 100%).

¿Cree Ud. que en la difusión de agua a través de las membranas en la Fig. (6-23b) las moléculas pasan de izquierda a derecha con la misma velocidad desde el principio del experimento hasta el final? La Fig. 6-24 muestra la gráfica de la velocidad de ósmosis contra tiempo y suministra la respuesta a esta pregunta. Note que la velocidad de ósmosis *disminuye* con el tiempo; cuanto mayor sea el tiempo de realización del proceso, más lenta será la velocidad con la cual ocurre. Por lo tanto, si 25 unidades de moléculas de agua pasan a través de la membrana celular durante el primer minuto, 15 pasarían a través de ella durante el segundo, 8 durante el tercer minuto y así sucesivamente. El paso de agua a través de la membrana cambia constantemente la concentración relativa tanto de las moléculas de agua como de las moléculas de azúcar a la derecha. Puesto que la velocidad osmótica es directamente proporcional a las diferencias de concentraciones entre las substancias envueltas, la velocidad osmótica cambia constantemente. Al principio del experimento, tal como se observa en la Fig. (6-23b), muchas moléculas de agua pasan de la izquierda a la derecha, lo cual permitirá decir que en un principio el sistema tiene una velocidad osmótica alta.

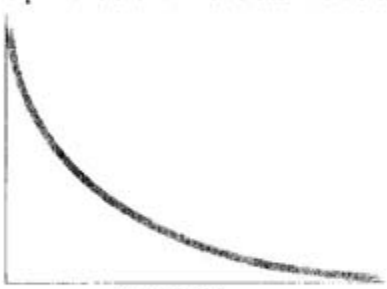


FIG. 6-24. Relación entre la velocidad osmótica y el tiempo.

A primera vista, uno podría inclinarse a ver la ósmosis como un caso especial de difusión, mediante el cual, el agua (o un solvente) pasa a través de poros microscópicos en la membrana semipermeable. En realidad es cierto que la dirección y el equilibrio de los procesos osmóticos se pueden predecir acertadamente por medio de una hipótesis que interpreta la ósmosis en esta forma. Sin embargo, mediciones cuidadosas utilizando H_2O_{18} marcada con isótopos, contradicen esta hipótesis; el agua atraviesa una membrana semipermeable más rápidamente de lo que se prediciría aun asumiendo la velocidad máxima de difusión. Las hipótesis actuales relacionadas con el flujo osmótico están basadas en conceptos del flujo total que resulta de la diferencia de presiones hidrostáticas. Vemos pues que, aun los procesos aparentemente simples que ocurren en la materia viviente, a menudo demuestran estar muy lejos de ser tan simples cuando se les somete a análisis muy cuidadosos.

La comprensión de los principios de difusión, ósmosis y transporte activo es esencial para poder entender la fisiología de las plantas y de los animales. Los organismos vivientes obtienen materiales nutritivos y agentes oxidantes para sus células y se liberan de los productos de desecho de sus actividades metabólicas, principalmente a través de estos procesos.

6-11 TEJIDOS VEGETALES

Aunque las células individuales de un organismo viviente se pueden considerar como la unidad de estructura y de función, solamente los organismos unicelulares están formados por una sola célula. Sin lugar a duda, uno de los mayores pasos en la evolución de las formas superiores de vida fue la unión de células para la formación de grupos de ellas; esta unión permitió la diferenciación y la especialización de las células. Algunas células podían servir para la protección, otras para el transporte de alimento y materiales de desecho, otras para la percepción del medio que las rodea, otras para el movimiento, otras para la reproducción y así sucesivamente.

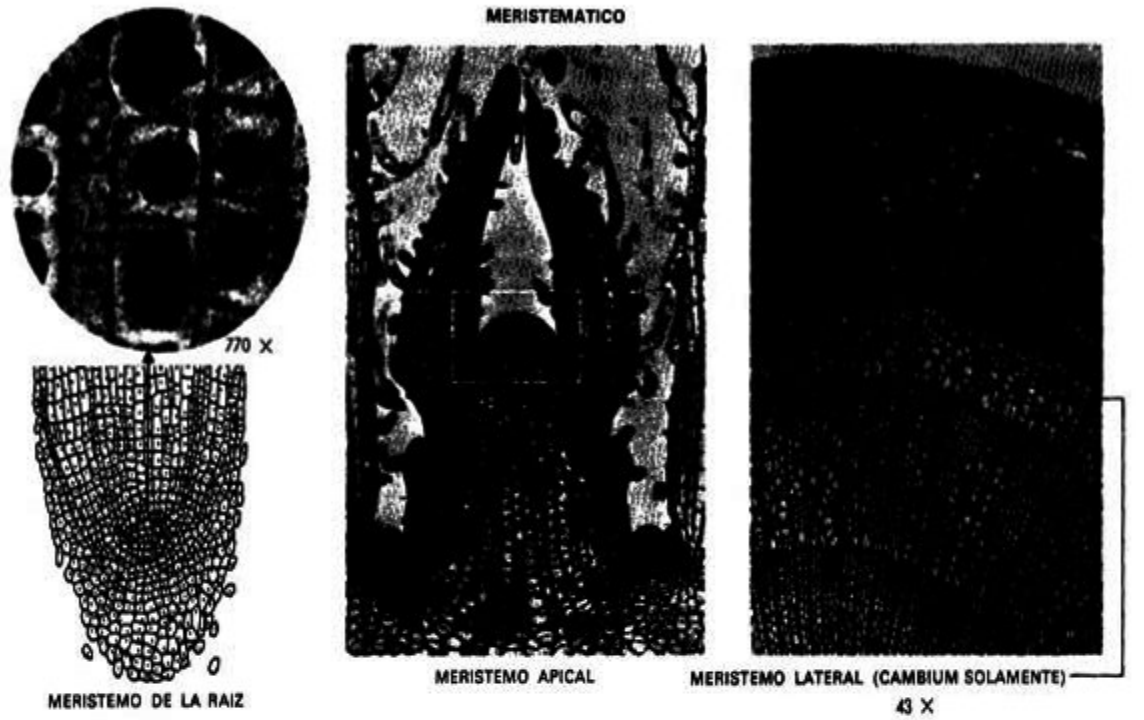
Paradójicamente, aunque existen innumerables variedades en tamaños y formas celulares, los tejidos formados por su unión no son tan numerosos. En realidad se pueden clasificar en cuatro grupos los tejidos que se encuentran en las plantas. Debido a que una gran parte del resto de este libro trata de las plantas y los animales multicelulares, es esencial tener cierto conocimiento de su estructura básica y por eso debemos brevemente dirigir nuestra atención hacia los tejidos que los componen.

Los cuatro tipos de tejidos que se encuentran en las plantas son los siguientes (ver la Fig. 6-25):

1) **Tejidos meristemáticos.** Estos constituyen la región de crecimiento en la planta. A diferencia de los animales, las plantas crecen longitudinalmente solamente en sus extremidades. Por lo tanto, los tejidos meristemáticos se encuentran en los extremos de las ramas **(meristemo apical)** y de las raíces **(región embrionaria).** Desde luego, una planta también puede crecer en diámetro; este crecimiento se lleva a cabo por medio del **meristemo lateral,** o **cambium,** una capa delgada de células a partir de la cual se forman, tanto hacia la parte interna como hacia la parte externa de la capa del cambium, las células del tallo y de la raíz. Las células así producidas pueden entonces diferenciarse en otro tipo de tejido.

Puesto que las células del tejido meristemático están dividiéndose constantemente, su velocidad metabólica es generalmente mucho más alta que la de las células que componen otros tejidos vegetales. En consecuencia, las células meristemáticas deben permanecer lo suficientemente pequeñas para mantener una alta relación entre el área superficial y el volumen de la unidad celular. Estas células, también tienen paredes delgadas.

El meristemo forma gran parte de la masa vegetal solamente en el embrión. En los grandes robles, por ejemplo, en donde el meristemo está restringido a una delgada capa de cambium y a las limitadas regiones de las puntas del tallo y de



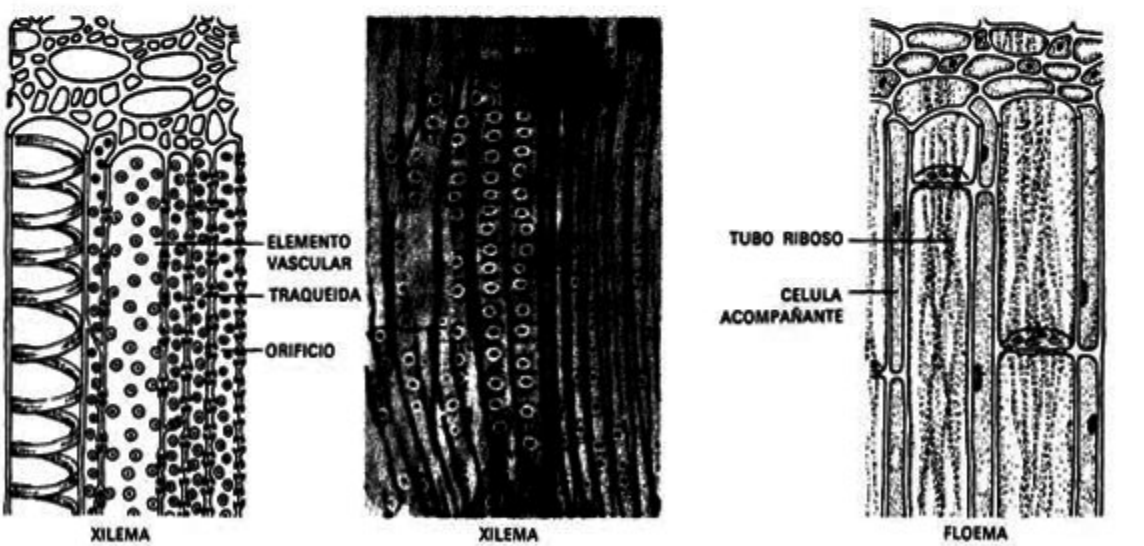
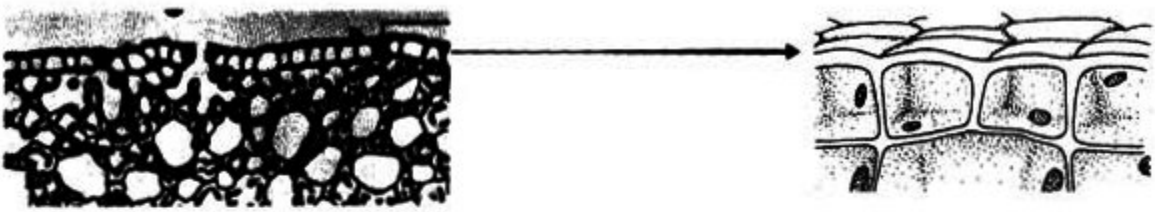
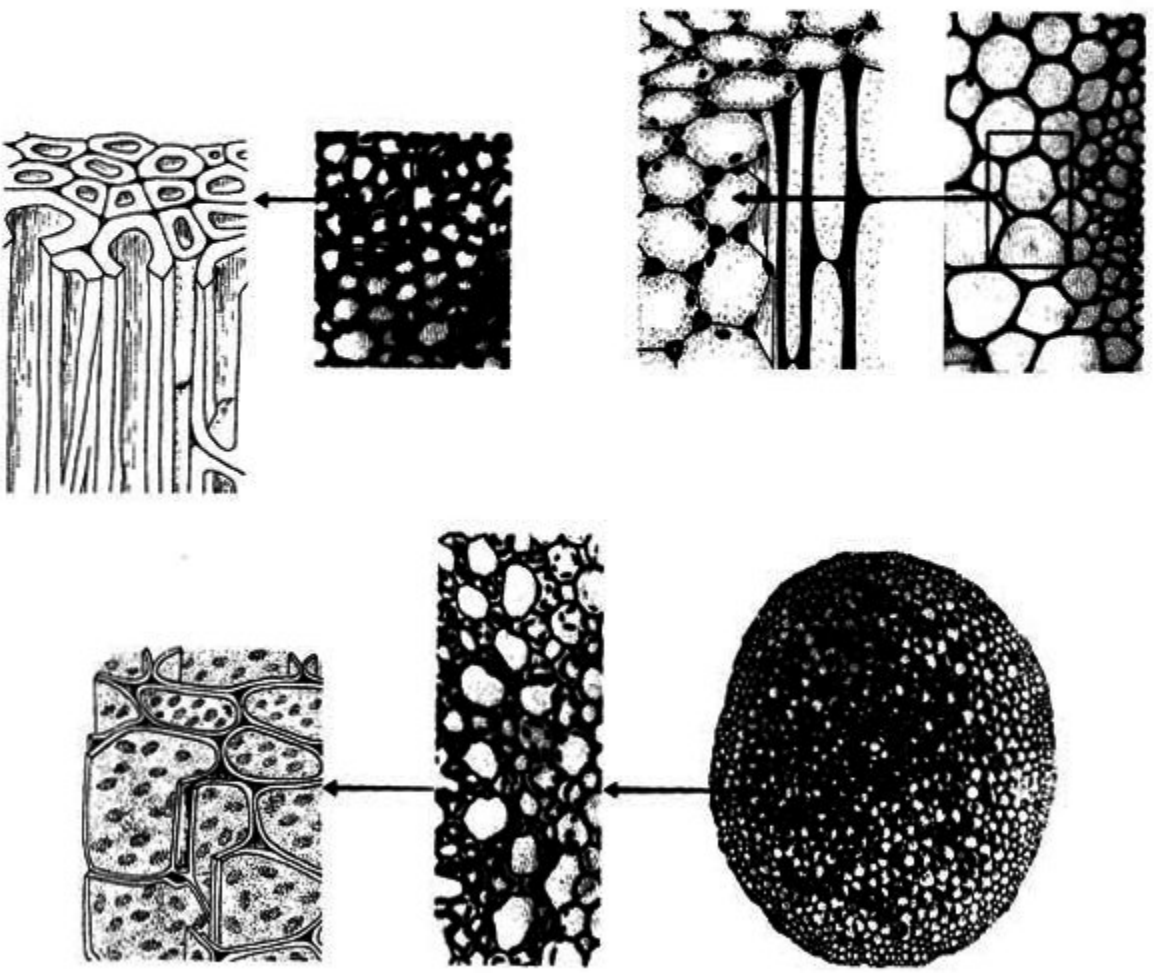


FIG. 6-25. Tejidos vegetales. Cada uno de estos tipos especializados se desarrolla originalmente de las células meristemáticas. Nótese los diferentes tipos de engrosamientos de las paredes celulares en todos menos el meristemo. Estos engrosamientos hacen que el cuerpo de la planta sea fuerte y capaz de permanecer erecto (Fotos:

DE PROTECCION



FUNDAMENTAL



vasos de xilema cortesía del Dr. Fred Taylor, Universidad de Vermont; meristemo lateral y meristemo de la raíz, cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago; el resto cortesía de Triarch, Inc., Ripon, Wis.)

la raíz, la masa del meristemo es casi infinitesimal en comparación con el resto del árbol. Sin embargo, su importancia, para el árbol, está obviamente fuera de esta proporción de masa.

2) **Tejido vascular o de conducción.** Los tejidos vasculares vegetales están divididos en dos tipos: **xilema** y **floema.** Probablemente se haya examinado anteriormente el tronco de un árbol que se ha cortado con una sierra. La capa externa del tallo se conoce generalmente como corteza y la porción interna como madera. Madera es simplemente el nombre común para el xilema.

En realidad hay muchos tipos de células de xilema. Los más comunes son los **vasos** y las **traqueidas.** Los vasos del xilema tienen una forma alargada, son tubos cilíndricos delgados, con muchos engrosamientos en sus paredes. Estos engrosamientos permiten que los vasos del xilema den rigidez y dureza a los tallos y troncos de la planta. Cuando las células del xilema se forman de cambium están vivas. Cuando los cilindros están totalmente desarrollados las paredes terminales se disuelven y el material viviente desaparece, dejando solamente una gruesa pared celular. Se produce, así, un tubo largo y delgado admirablemente adaptado para la mayor función del tejido del xilema, que es la conducción de agua y minerales desde las raíces hasta las hojas. Las traqueidas del xilema se diferencian de los vasos en que sus células se adelgazan en sus extremos y se recubren las unas a las otras en estas regiones. Las traqueidas también están conectadas lateralmente por medio de muchos orificios.

El floema, el segundo tejido vascular, también existe en muchas formas. Las más prominentes son los **tubos cribosos.** Lo mismo que los vasos del xilema, los tubos cribosos son largos y tubulares y contribuyen a proporcionar solidez al tallo o tronco de la planta. Sin embargo, a diferencia de los vasos del xilema, las células del floema permanecen vivas. Las paredes de sus extremos no se disuelven, como sucede en las del xilema, sino que se perforan. Esta es la razón para llamar a los tubos que forman, tubos cribosos. En la madurez, los tubos cribosos contienen solamente citoplasma celular. Adyacentes a los tubos cribosos están las **células acompañantes** nucleadas que probablemente toman el control de las células del floema.

La función principal del floema es llevar alimento a través de la planta, especialmente desde las hojas y el tallo hasta las raíces en donde se almacena.

3) **Tejidos de protección.** Como su nombre lo indica las células protectoras están generalmente localizadas en la parte externa para la protección de la planta. Tienen paredes celulares gruesas, que a menudo están reforzadas y son a prueba de agua por la adición de ciertos compuestos orgánicos (tales como la cutina o la suberina).

Ejemplos de células del tejido protector son las células epidérmicas, que forman la capa superficial de las hojas y de los tallos y raíces jóvenes. Las células de las capas más viejas de corcho como son las que se encuentran en las regiones externas de la corteza, están tan impregnadas de materiales duros y a prueba de agua que son incapaces de obtener materiales nutritivos y por lo tanto mueren. En los tallos y en las raíces de muchas plantas, estas células de corcho son producidas por una delgada capa especial de tejido meristemático, **el cambium del corcho.**

4) **Tejidos fundamentales.** En términos de su morfología, los tejidos fundamentales comprenden las células vegetales menos especializadas. Aun siendo así, los tejidos fundamentales generalmente componen la masa de tejido más grande de la planta. Las regiones suaves de las hŏjas, flores y frutos, así como los orificios y regiones corticales del tallo, están todos formados por tejidos fundamentales. Una de las principales funciones de algunos tejidos fundamentales es la producción y almacenamiento de alimento. Para cumplir con este último propósito las células del tejido fundamental son a menudo grandes y redondeadas. Por lo demás, las células de tejidos fundamentales son bastante diversas en su estructura. Las que tienen como función principal la elaboración y almacenamiento de alimentos generalmente tienen paredes celulares delgadas. Sin embargo, muy pocas muestran varios tipos y grados de engrosamientos en sus paredes celulares.

Se habrá notado que muchas partes de las células vegetales contribuyen al fortalecimiento de la planta por medio de sus paredes celulares engrosadas. Puesto que las plantas no tienen una estructura esquelética como la que se encuentra en los animales, este factor se convierte en un factor de importancia considerable. Los resultados no dan lugar a dudas; los árboles de madera resistente son sumamente fuertes. Sin embargo, esta fortaleza se ha obtenido a expensas de su motilidad. Muy en duda se pondría el que alguno de nosotros quisiera cambiar su libertad de movimientos por la dureza de un roble.

6-12 TEJIDOS ANIMALES

A pesar de que los animales superiores parece que fueran considerablemente más complejos que las plantas, los tejidos que los componen se pueden dividir solamente en cinco grupos básicos.

1) **Tejidos epiteliales.** Estos son los tejidos de la superficie y de las partes que cubren el cuerpo del animal. Forman una capa continua sobre la superficie total del cuerpo y sobre la mayoría de las cavidades internas del cuerpo. En la superficie, los tejidos epiteliales protegen las células que están por debajo de ellos contra lesiones, bacterias, materiales químicos peligrosos y desecamiento. En las partes internas, los tejidos epiteliales absorben alimentos y agua y eliminan los productos de desecho. En el canal digestivo, el tejido epitelial secreta mucus para mantenerlo húmedo y lubricado. En la parte que cubre el tubo digestivo, los pasajes de aire a los pulmones, el recubrimiento de los túbulos del riñón y la piel son algunos de los lugares en los cuales el tejido epitelial está siempre presente.

Los tejidos epiteliales se pueden dividir en tres grandes grupos, de acuerdo con la forma de las células que los componen (Fig. 6-26a). El **epitelio escamoso** está compuesto de células aplanadas que tienen más o menos la forma de las baldosas en una terraza. El epitelio escamoso se encuentra en las paredes de la boca y del esófago. En animales complejos, el epitelio escamoso se halla formando capas estratificadas, en las cuales muchas de las células aplanadas están colocadas la una sobre la otra. El **epitelio cúbico,** como su nombre lo indica está formado por células que tienen forma cúbica; se puede encontrar cubriendo los túbulos del riñón. El **epitelio columnar** también tiene un nombre descriptivo pues sus

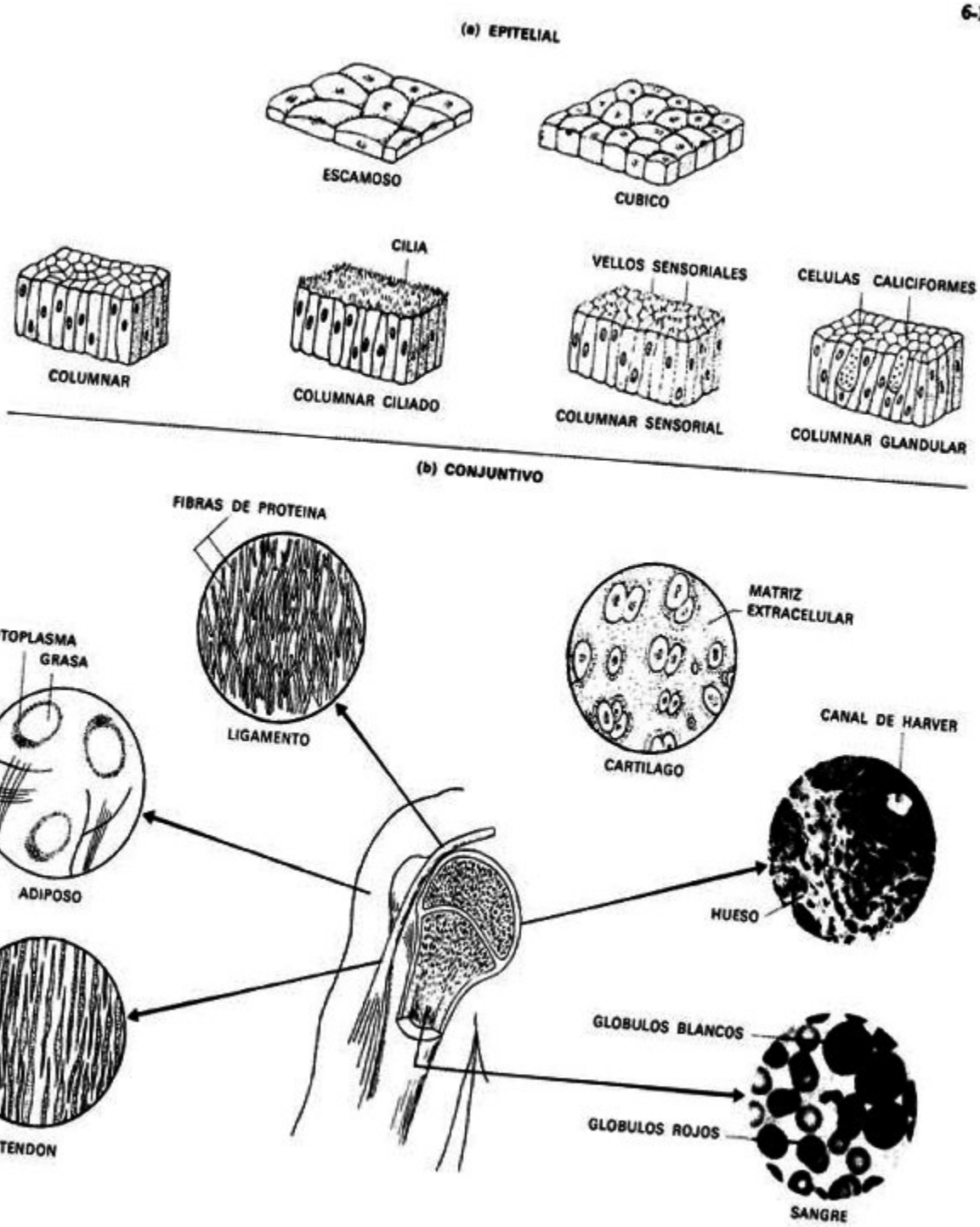
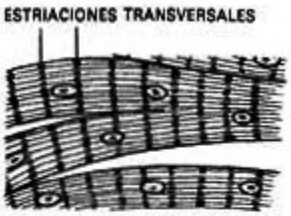


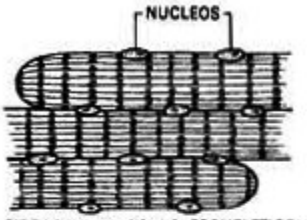
FIG. 6-26. Tejidos animales. (Fotos: células óseas, cortesía de Triarch, Inc., Ripon, Wis.; el resto, cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago.)

(c) MUSCULAR



FIBRAS DE MUSCULO CARDIACO

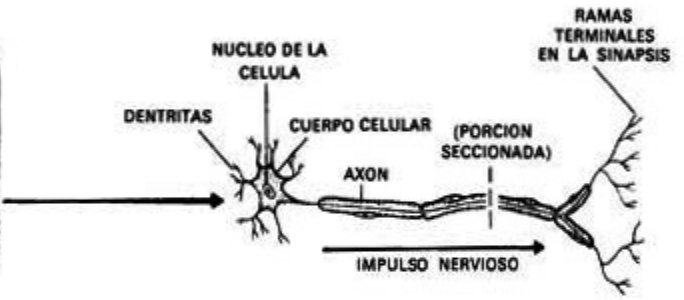
FIBRAS DE MUSCULO LISO



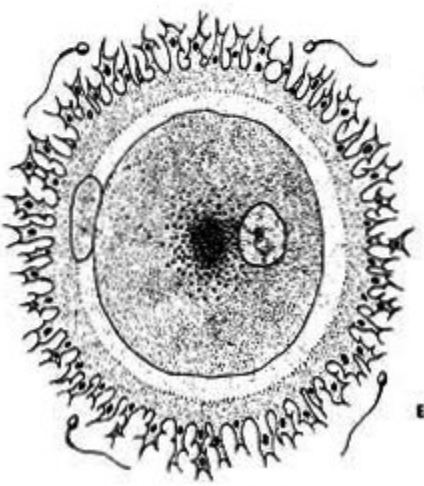
FIBRAS DE MUSCULO ESQUELETICO

(d) NERVIOSO

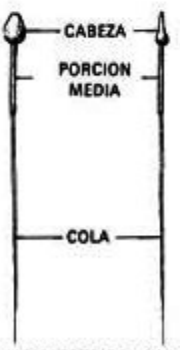
CELULAS NERVIOSAS
GIGANTES DE LA MEDULA ESPINAL DE UN TORO



(e) REPRODUCTOR



HUEVO HUMANO
CON CUATRO ESPERMATOZOIDES



ESPERMATOZOIDE HUMANO

ESPERMATOZOIDE DE TORO

células parecen pilares o columnas; los núcleos están localizados generalmente cerca a la base de la célula. El epitelio columnar se halla ampliamente distribuido a través del cuerpo, formando la mayor porción de la parte que cubre los canales digestivos y respiratorios.

Estos tres tipos de tejido epitelial están especializados para funciones particulares. Las células columnares, por ejemplo, a menudo tienen proyecciones en forma de vellos llamadas **cilias.** Las cilias oscilan rítmicamente, moviendo materiales como el mucus, en cierta dirección. En el sistema respiratorio, el polvo y otras partículas de materiales extraños son eliminados mediante la acción de las cilias del epitelio columnar.

Esparcidas a través de las células del epitelio columnar de los pasajes respiratorios se hallan también las **células epiteliales glandulares;** estas células están especializadas para secretar substancias tales como el mucus. En la cubierta del canal del oído, las células del epitelio columnar secretan cera. La leche, con la cual muchos mamíferos hembras alimentan a sus hijos, es producida por dichas células. En la piel, las células epiteliales glandulares secretan sudor.

Finalmente, las células epiteliales se pueden especializar en **epitelio sensorial** para recibir estímulos. Por ejemplo, el epitelio olfatorio, que recubre los pasajes de la nariz, es responsable, en parte, del sentido del olfato. Otras células epiteliales sensoriales, están repartidas a través de la piel, en donde pueden ser sensitivas a estímulos como son el calor, el frío o la presión. Teniendo en cuenta que todos los estímulos deben pasar a través del tejido epitelial animal, estos tejidos deben llamarse, con mucha razón, la puerta de entrada al cuerpo.

2) **Tejido conjuntivo.** Tal vez sea éste el tejido más fácil de identificar. El tejido conjuntivo (Fig. 6-26b) está compuesto de células colocadas dentro de una matriz no viviente. Esta matriz puede ser a menudo excretada por las mismas células. Es la naturaleza de esta matriz y no las células mismas, la que determina la función de cada tejido conjuntivo. Los huesos, cartílagos, tendones, ligamentos y tejidos fibrosos, son todos ejemplos familiares de tejido conjuntivo que sostienen y mantienen juntas las otras células del cuerpo del animal.

El **cartílago** y el **hueso** son, tal vez, los tejidos conjuntivos más conocidos. La diferencia principal entre hueso y cartílago radica en que la matriz en la cual están las células óseas contiene sales de calcio; mientras que la del cartílago no. Las sales y el material orgánico juntos producen una estructura que es dura pero flexible. Como muestra la figura, el hueso no es una estructura sólida; las células dentro de su matriz están vivas y deben tener vasos sanguíneos y nervios. Esto se obtiene por medio de canales muy pequeños que penetran a través de toda la estructura del hueso. A medida que el animal crece, ciertas células dentro del hueso hacen desaparecer la matriz mientras que otras la reconstruyen. De este modo, los huesos gradualmente cambian su forma en respuesta a la tensión y esfuerzo del crecimiento normal.

El cartílago, que es más elástico que el hueso, se puede considerar como hueso sin depósitos de calcio en la matriz. El esqueleto de las regiones externas de la nariz y los oídos está formado por cartílago. En algunos animales, como el tiburón, prácticamente todo el esqueleto es de cartílago. En animales superiores el esqueleto de los embriones en desarrollo es al principio completamente cartilaginoso; más

tarde, el cartílago se dosifica formando el hueso, sobre todo por depósito de sales de calcio.

En el tejido conjuntivo **fibroso,** del cual son ejemplo los **tendones** y **ligamentos,** la matriz es una gruesa red de fibras secretadas por células de tejido conjuntivo que la rodean. Este tejido fibroso se encuentra en todo el cuerpo. Unen un hueso con otro hueso, un músculo con un hueso, la piel a un músculo, y en fin, unen muchas otras estructuras. La dureza del cuero que fue tejido conjuntivo de un animal, ilustra lo bien construidos que están los tejidos conjuntivos fibrosos para servir su propósito.

La **sangre** se puede considerar también como un tejido conjuntivo. Está compuesta de células vivas rodeadas de una matriz no viviente que es el **plasma sanguíneo.** El tejido sanguíneo contiene dos grandes tipos de células, los glóbulos rojos **(eritrocitos)** que llevan oxígeno y los glóbulos blancos **(leucocitos)** que ayudan en la lucha contra las infecciones. Debido a su naturaleza líquida, la sangre no puede llevar a cabo ninguna función de soporte; pero teniendo en cuenta que sirve como medio de transporte entre los diferentes órganos del cuerpo, podríamos decir que es tal vez más «tejido conjuntivo» que todos los demás.

3) **Tejido muscular.** De acuerdo con sus características estructurales y funcionales, los tejidos musculares se pueden dividir en tres tipos. La mayoría de la musculatura del cuerpo está compuesta de **músculos esqueléticos.** Estos son los músculos que mueven los apéndices del cuerpo. Las células de los músculos esqueléticos son alargadas y fibrosas, con muchos núcleos localizados cerca a la superficie de la célula. Al mirarlas al microscopio, las células musculares esqueléticas muestran bandas o **estriaciones,** que corren a través de todo el grosor de la célula. Es por esto que, los músculos esqueléticos se llaman a menudo **estriados.** Las células musculares esquéticas pueden llevar a cabo contracciones muy rápidas las cuales pueden ser controladas a voluntad por la acción consciente del cerebro. Sin embargo, no pueden permanecer contraídas por mucho tiempo, pues se fatigan fácilmente.

El **músculo cardíaco** es el músculo del corazón. Como las fibras del músculo esquelético, asimismo las células del músculo cardíaco son largas y estriadas. Sin embargo, hay ciertas diferencias. Los núcleos de las células del músculo cardíaco están localizadas en las regiones centrales de la célula. Más aún, las células alargadas a menudo se ramifican y se unen las unas con las otras, de manera que el impulso puede pasar de una célula a otra, lo mismo que a lo largo de toda una célula. Su estructura ayuda a explicar las contracciones rítmicas características del músculo cardíaco. Como se podría esperar, el músculo cardíaco no se fatiga fácilmente. Parece que el corto período de descanso entre una contracción y otra es todo lo que necesita.

El **músculo liso** no es estriado, éste aparece liso al microscopio. De la misma manera los músculos esquelético y cardíaco, las células musculares lisas son alargadas, pero se diferencian en que sus extremos son puntiagudos y hay solamente un núcleo en cada célula. Las células musculares lisas se encuentran en las paredes del estómago, intestino, esófago, etc. Las células musculares lisas en los vertebrados se contraen relativamente despacio pero aparentemente permanecen contraídas por un tiempo considerable sin fatigarse. En las alas de algunos insectos hay mús-

culos lisos. Desde luego, en casos como éste, estos músculos se contraen muy rápidamente. La Fig. (6-26c) muestra las características estructurales de los músculos esquelético, cardíaco y liso.

4) **Tejido nervioso.** El tejido nervioso está formado por células llamadas **neuronas,** que están especializadas en la conducción de impulsos nerviosos. La figura (6-23d), muestra una neurona y sus partes. Aunque las neuronas varían ampliamente en tamaño (y a menudo en apariencia), todas ellas tienen ciertas características estructurales en común. El cuerpo celular central contiene un núcleo rodeado por citoplasma. Se pueden distinguir dos tipos de prolongaciones: **axones** y **dendritas.** Los axones generalmente conducen impulsos nerviosos hacia fuera del cuerpo celular, y las dendritas generalmente conducen impulsos hacia el cuerpo celular. Los impulsos viajan de una célula a la siguiente, pasando a través del axón de una neurona y saltando a través de un interespacio (la **sinapsis**) a la dendrita de la neurona siguiente. En animales superiores el impulso nervioso puede pasar a través de sinapsis solamente de un axón a una dendrita. Por lo tanto, todos los impulsos nerviosos viajan en una sola dirección. Las prolongaciones que salen de una neurona pueden variar considerablemente en longitud. Una célula nerviosa en la médula espinal puede enviar axones al brazo o la pierna y por tanto, estos axones podrán tener una longitud hasta de un metro o más.

La mayoría de las fibras nerviosas tienen un diámetro microscópico. El nervio iliaco que se dirige hacia la pierna en el hombre es tan grueso como un lápiz, pero ello se debe a que está compuesto de cientos de prolongaciones nerviosas. Una fibra nerviosa como ésta es semejante a un cable de teléfonos el cual lleva impulsos a través de muchos alambres separados y aislados entre sí en toda su longitud.

5) **Tejido reproductor.** Como su nombre lo indica, el tejido reproductor está compuesto de células especializadas que dan origen a la siguiente generación. En los animales superiores, estas células reproductoras **(gametos)** son los **óvulos** o **huevos,** y las células **espermáticas** o **espermatozoides.** Los óvulos tienen generalmente una forma esférica; contienen yema que servirá para alimentar al embrión en desarrollo, desde el momento de su fertilización hasta que sea capaz de obtener alimento en alguna otra forma. Las células espermáticas son mucho más pequeñas que los huevos y pueden nadar moviendo sus colas citoplásmicas. La forma de los espermatozoides varía muchísimo entre una y otra especie. La figura (6-26e) muestra detalladamente estos dos tipos de tejido reproductor.

6-13 CONCLUSION

La célula es la unidad de estructura y función en prácticamente todos los organismos vivientes. Desde la introducción del microscopio electrónico, la célula ha venido a reconocerse como una unidad altamente estructurada con muchos organoides especializados. En este capítulo se han discutido los organoides más importantes, lo mismo que algunas de las hipótesis que se han propuesto para explicar su función dentro de la actividad celular. Se han discutido también, algunas de las evidencias experimentales que apoyan estas hipótesis, en especial la que obtuvo Hämmerling con el alga *Acetabularia*. Estos experimentos indican que el núcleo celular juega

un papel en la determinación de la herencia estructural a través de su regulación de los procesos de construcción. Se demostró, además, que la cromatina es el material nuclear que más probablemente lleva el mensaje hereditario.

El tamaño de la célula es, por lo menos parcialmente, una función de su actividad metabólica. Una célula debe permanecer lo suficientemente pequeña para que su área superficial sea adecuada para sus necesidades respiratorias y excretorias.

Las células desempeñan algo más que una función pasiva al mover substancias dentro y fuera de ella. Al gastar energía, las células pueden ejercer un transporte activo de substancias a través de su membrana plasmática en cualquier dirección. En esta forma, las células pueden, por ejemplo, concentrar substancias dentro de ellas, que ordinariamente pasarían fuera por simple difusión. Las células también pueden absorber substancias cuyas moléculas tienen un diámetro mayor que el de los poros de la membrana plasmática. Esto indica que esta última estructura juega un papel en el transporte activo al presentar una estructura molecular ajustable.

EJERCICIOS

1. Discuta brevemente la función de las siguientes partes de la célula: (a) membrana plasmática, (b) pared celular, (c) ribosomas, (d) retículo endoplasmático, (e) mitocondrias, (f) centriolo, (g) plastidios, (h) lisosomas.
2. ¿Qué importancia tiene el hecho de que la mayoría de las células contienen prácticamente las mismas estructuras?
3. Describa la membrana plasmática de una célula viviente. ¿En qué forma la estructura de la membrana está íntimamente relacionada con su función?
4. Si una microfotografía electrónica muestra que las mitocondrias están agrupadas alrededor de una estructura particular o de una región de la célula, ¿qué podría Ud. suponer que está pasando en esta región?
5. ¿Cuál es la mayor conclusión que se puede obtener de los experimentos de Hämmerling?
6. ¿Cuál es la diferencia entre ósmosis y difusión?
7. Explique qué se indica cuando se habla de una membrana permeable, semipermeable o impermeable.
8. Se dice que una determinada membrana es permeable al agua y al cloruro de sodio pero que es impermeable a las moléculas de glucosa. Explique cómo sería esto posible.
9. La figura 6-27 es un diagrama de un osmómetro similar a los que se utilizaron para demostrar la ósmosis. Al principio de un experimento hay una solución de glucosa al 50% dentro de la membrana, la cual es impermeable a la glucosa. Haga una gráfica representando la velocidad de ósmosis en este sistema indicada por la velocidad con la cual sube el nivel del agua en el tubo.

FIG. 6-27

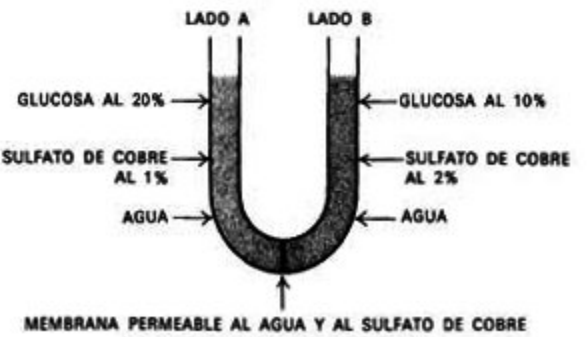


FIG. 6-28

10. Indique en la gráfica que Ud. hizo en el ejercicio 9, cómo sería la línea si la concentración de glucosa dentro de la membrana hubiera sido solamente 10% al principio del experimento.
11. Un caracol se puede matar echando sal dentro de él; a Ud. le da mucha sed (signo de que las células corporales tienen poca agua) después de comer algo muy salado; cuando se desarrollan células vivientes en un tubo de ensayo, los fisiólogos tienen mucho cuidado de usar un medio conocido como solución de Ringer, en la cual la concentración de sales es exactamente igual a la que se encuentra en el cuerpo y fluidos celulares. Explique estos tres hechos, teniendo en cuenta la ósmosis y la dialisis (consulte el glosario).
12. Plasmólisis es un término utilizado para referirse al colapso de una célula debido a una pérdida excesiva de agua. Describa las condiciones que probablemente existen cuando una célula sufre plasmólisis al ser colocada en una solución.

Para los ejercicios del número 13 al 17, lea cuidadosamente las siguientes direcciones y tenga en cuenta la Fig. 6-28. *Datos necesarios:* Al principio del experimento, las soluciones en ambos brazos del tubo son como aparecen en la figura. Están separadas por una membrana diferencialmente permeable en la base del tubo. Los volúmenes son iguales en ambos lados del tubo y por lo tanto el nivel del líquido en ambos brazos es también igual. Se deja el aparato sin perturbar por varios días.

13. ¿Qué sucederá al nivel del agua durante el experimento?
    a) Se elevará en el lado A, puesto que el agua (no las substancias que hay en ella) tenderá a pasar del área de mayor concentración al área de menor concentración.
    b) Se elevará en el lado A, puesto que el agua (no las substancias que hay en ella) tenderá a pasar del área de menor concentración al área de mayor concentración.
    c) Permanecerá igual, porque la presión atmosférica es igual en ambos lados del sistema.
    d) Ninguno de los anteriores.
14. ¿Qué pasará a la solución de glucosa del lado A?
    a) Aumentará su concentración y la del lado B disminuirá su concentración, puesto que el agua pasará de A a B.
    b) Aumentará su concentración, y en el lado B disminuirá la concentración puesto que el agua pasará de B a A.
    c) Disminuirá su concentración, mientras que aumentará la concentración en el lado B puesto que el agua pasará de A a B.
    d) Disminuirá su concentración, mientras que aumentará la concentración en el lado B puesto que el agua pasará de B a A.
15. ¿Cuál de las siguientes respuestas describe mejor lo que le pasará al sulfato de cobre a medida que avanza el experimento?
    a) No habrá paso de sulfato de cobre porque los solutos no pasan a través de membranas semipermeables.
    b) Pasará algo de esta substancia, pero el paso estará restringido por el tamaño de los poros de la membrana.
    c) Habrá un movimiento lento puesto que las concentraciones son casi iguales.
    d) No habrá paso del material puesto que el sulfato de cobre es insoluble.
16. La presión osmótica será mayor en:
    a) El lado A al principio del experimento.
    b) El lado A al final del experimento.
    c) El lado B al principio del experimento.
    d) El lado B al final del experimento.
17. ¿Cuál de las siguientes substancias mostrará el fenómeno de diálisis en el experimento descrito? (a) agua, (b) glucosa, (c) sulfato de cobre.
18. La tabla 6-1 es una lista de las concentraciones de las varias substancias dentro y fuera de una célula. Estudie estos datos y conteste las preguntas siguientes:
    a) Para cada una de las substancias que se mencionan en la tabla 6-1 indique si cada una de ellas tenderá a pasar hacia dentro o hacia fuera de la célula por simple difusión.

b) Las diversas concentraciones en la lista de la tabla 6-1 permanecerán constantes bajo condiciones normales, lo que indica que algunos procesos están funcionando para contrarrestar el proceso de difusión. ¿Qué mecanismos, operando a nivel celular, serán responsables de esto?

TABLA 6-1

	FLUIDO EXTRACELULAR	FLUIDO INTRACELULAR
ION SODIO	137 mEq/l. *	10 mEq/l.
ION POTASIO	5 mEq/l.	141 mEq/l.
ION CALCIO	5 mEq/l.	0 mEq/l.
ION MAGNESIO	3 mEq/l.	62 mEq/l.
ION CLORURO	103 mEq/l.	4 mEq/l.
ION BICARBONATO	28 mEq/l.	10 mEq/l.
FOSFATOS	4 mEq/l.	75 mEq/l.
glucosa	90 mg % †	0 a 20 mg %
AMINO ACIDOS	30 mg %	200 mg %
PRESION DE OXIGENO	35 mm Hg.	20 mm Hg
PRESION DE ANHIDRIDO CARBONICO	46 mm Hg	50 mm Hg

* mEq/l. significa miliequivalentes por litro. Este es un valor relativo.
† mg % indica miligramos por ciento. Es también útil aquí como una cifra relativa.

El experimento que se muestra en la Fig. 6-29 se llevó a cabo en un protozoario multinucleado *Pelmyxa*. Para los propósitos de este experimento, el efecto de muchos núcleos no es diferente del de un solo núcleo. La dosis de radiación fue en todos los casos una dosis letal.

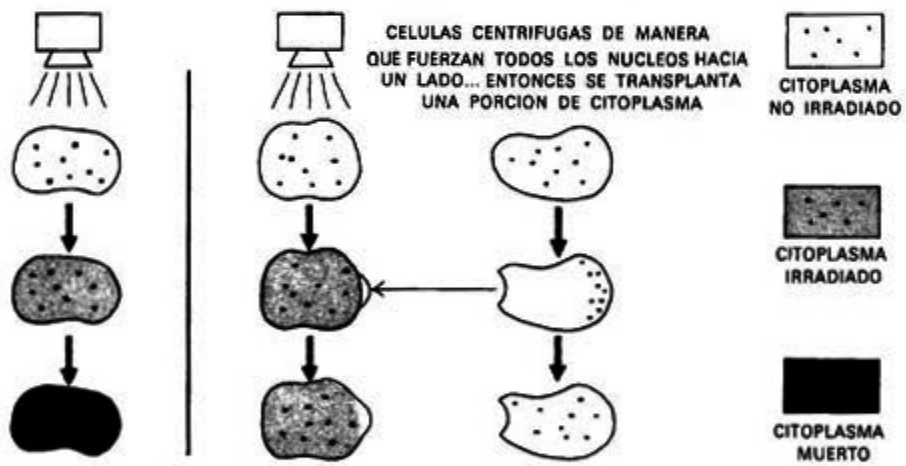


FIG. 6-29

Examine separadamente cada una de las afirmaciones en los ejercicios del 19 al 28. Si la afirmación está de acuerdo con los resultados obtenidos en el experimento, ponga una A al lado del número en su reporte. Si la afirmación no se puede evaluar de acuerdo con los resultados experimentales ponga una B. Si la afirmación es contradictoria, teniendo en cuenta la evidencia dada, ponga una C.

19. Bajo condiciones normales, la radiación (una dosis letal) mata la célula.
20. La radiación sin lugar a duda afecta al núcleo de una célula más que a su citoplasma.
21. Las células al lado izquierdo de la Fig. 6-29 murieron porque sus núcleos no fueron capaces de dirigir la síntesis de proteínas.
22. Los efectos mecánicos de transplantar una porción de citoplasma pueden contrarrestar los efectos producidos por la radiación.

23. El citoplasma no irradiado permitirá que la célula sobreviva en presencia del citoplasma irradiado.
24. El citoplasma transplantado, no irradiado, puede producir una substancia restablecedora que le permite al núcleo recobrarse de la irradiación.
25. Al lado derecho de la Fig. 6-29, el daño crítico de la radiación pudo haberse restringido al citoplasma.
26. La porción transplantada del citoplasma podía haber contenido todos los componentes necesarios para permitir la continuación de la existencia de la célula.
27. La centrifugación de una célula produce su muerte.
28. La radiación no mata las células.
29. Ofrezca una hipótesis para explicar los resultados que se muestran en la Fig. 6-30. Tenga muy en cuenta los efectos comparativos de la radiación (en todos los casos la dosis fue igual) sobre el núcleo y el citoplasma. ¿Afecta la radiación igualmente al citoplasma y al núcleo? Explique completamente su hipótesis.

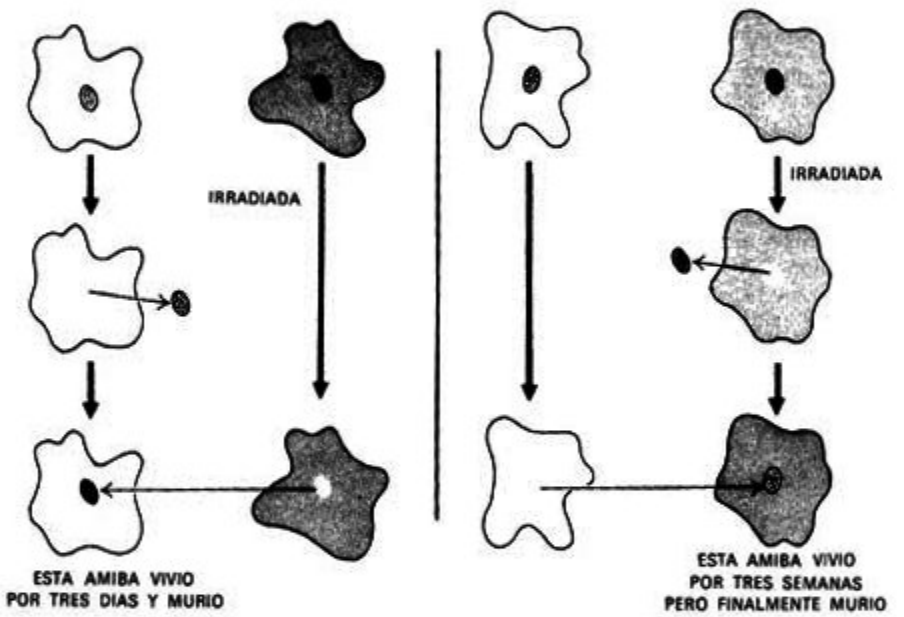


FIG. 6-30

LECTURAS SUGERIDAS

BAKER, JEFFREY J. W., *Cell* (Columbus, Ohio: American Education Publications, 1966). Un libro que describe el concepto moderno de la estructura celular según lo revelan el microscopio electrónico y las reconstrucciones del artista.

MERCER, E. A., *Cells: Their Structure and Function* (New York: The Natural History Press, 1962).

WILSON, G. B., y JOHN H. MORRISON, *Cytology* (New York: Reinhold Publishing Corporation, 1961). El capítulo 11 ofrece una discusión magnífica de las técnicas citológicas.

CAPITULO 7

METABOLISMO CELULAR

7-1 INTRODUCCION

«La obtención y el consumo de energía, es la mayor ocupación de la vida». Esta frase de un biólogo famoso resume las actividades correspondientes a las células vivas. Hasta cierto punto, la vida de cualquier organismo está dedicada a procurarse cierta fuente de energía, esto es, su combustible o alimento. Tanto una vela como una célula viviente consumen combustible y producen energía y materiales de desecho. La llama transforma en un solo paso, la energía química del combustible en luz y calor. Por su parte, la célula, en muchos pasos, utiliza la energía química del alimento para producir movimiento, construir moléculas de su propia sustancia, o transmitir mensajes por medio de impulsos nerviosos.

¿Cómo obtiene una célula la energía química potencial de las sustancias alimenticias para llevar a cabo su trabajo? ¿Qué tipos de moléculas dentro de la célula están relacionadas con la liberación y con la utilización de energía? Estas preguntas nos llevan a la consideración del **metabolismo celular.** El metabolismo celular está relacionado con la forma por medio de la cual las moléculas como carbohidratos, grasas y proteínas se componen y descomponen dentro de la célula. Este se relaciona, especialmente, con el intercambio de energía durante estos procesos. De especial importancia, por lo tanto, es la manera a través de la cual la célula extrae energía a partir de moléculas combustibles como son las de glucosa. Sin embargo, antes de considerar estos problemas, resultará muy útil familiarizarse con algunos principios importantes de Bioquímica.

7-2 MATERIA Y ENERGIA

Materia es todo aquello que tiene masa y ocupa espacio. La materia está compuesta de partículas que se conocen con el nombre de átomos, y que, a su vez, están compuestos de protones, neutrones y electrones. Los protones y los neutrones se encuentran en la parte central del átomo, en el núcleo, alrededor del cual hay electrones que forman como una nube. La nube de electrones tiene una carga eléctricamente negativa, mientras que el núcleo tiene una carga positiva. La carga positiva en el núcleo está dada por los protones. Los neutrones, como su nombre lo indica, no tienen carga eléctrica.

Las moléculas están compuestas por dos o más átomos, combinados químicamente. La mayoría de las moléculas de importancia biológica contienen una gran cantidad de átomos y estos átomos están unidos formando moléculas, mediante las fuerzas de atracción llamadas **enlaces químicos.** Los enlaces químicos son el resultado de interacciones químicas entre átomos, que lleva consigo la transposición de sus electrones. En la mayoría de las moléculas que se encuentran en los organismos vivos, los electrones *se distribuyen* entre los átomos. El hecho de que los electrones se distribuyan así origina atracciones electrostáticas entre átomos cargados positiva y negativamente.

La energía puede definirse indirectamente en términos del **trabajo** realizado. El trabajo envuelve el movimiento de la materia. Por lo tanto, la energía siempre se mide en términos de la cantidad de materia en movimiento. * El intercambio de energía ocurre durante la formación y la ruptura de enlaces químicos. La formación de enlaces químicos exige energía en algunas reacciones y la liberación de ésta en otras. Lo mismo se aplica en las reacciones en las que se rompen enlaces químicos; algunas necesitan energía mientras que otras la liberan. Las reacciones que requieren energía se llaman reacciones **endergónicas** y las que liberan energía se llaman reacciones **exergónicas.** †

Una analogía ayudará a dilucidar algunas consideraciones energéticas envueltas en las reacciones químicas. Al empujar una piedra hacia arriba en una colina se necesita cierta cantidad de energía. En la cima de la colina la piedra ha adquirido cierta cantidad de energía **potencial.** En otras palabras tiene la capacidad de rodar cuesta abajo por sí misma. La energía potencial es aquella que es capaz de realizar un trabajo. Cuando la piedra rueda desde la cima de la colina libera su energía potencial en la forma de energía **cinética.** Energía cinética es energía activa; es energía *en el proceso de* realización de un trabajo. Cuando la piedra rueda hacia abajo pasa a través de un proceso de liberación de la misma cantidad de energía que se requirió para empujarla hacia arriba. Este es un principio de gran importancia en los procesos energéticos. La cantidad de energía que se requiere para «subir» es exactamente la misma que se libera en el proceso de bajar.

La relación entre los procesos de «ascenso» y «descenso» y las reacciones quí-

* Los autores han tratado en detalles este tema en *Matter, Energy, and Life: An Introduction for Biology Students*, Segunda edición (Addison-Wesley, 1970), que se diseñó específicamente para acompañar este libro. El estudiante que quiera profundizar más en varios de los tópicos presentados en este capítulo, debe consultar este libro. Se darán en el presente capítulo las referencias de los capítulos correspondientes en *Matter, Energy, and Life*.

† Ver *Matter, Energy, and Life*, Capítulo 5.

micas es bastante directa. Las reacciones químicas exergónicas son similares a las de dejar rodar la piedra colina abajo. Las reacciones endergónicas son similares a las de empujar una piedra hacia arriba. La Fig. 7-1 representa esta similitud. La cantidad de energía potencial contenida en la piedra en la cima de la colina se determina por la altura de dicha colina; la pendiente de ésta no tiene efecto en la cantidad de energía absorbida o liberada. Afecta solamente la velocidad con la cual la piedra rueda hacia abajo o es empujada hacia arriba.

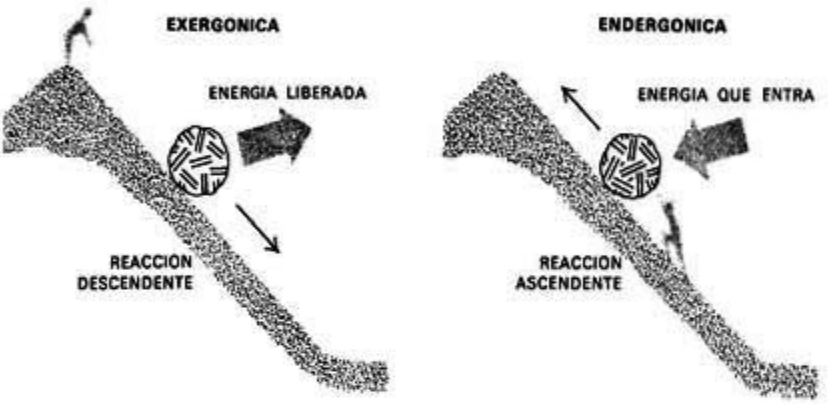


FIG. 7-1. La «montaña de energía». (Adaptado de Baker y Allen, *Matter, Energy, and Life*, Addison-Wesley.)

La analogía se puede aplicar a las reacciones químicas en la «montaña de de energía» que se muestra en la Fig. 7-2. Considere que *AB* representa una molécula compuesta de los átomos *A* y *B*. La molécula *AB* contiene cierta cantidad de energía potencial; está colocada en la cima de la montaña de energía. La cantidad de energía potencial estará representada en la gráfica por la distancia *F*. Nótese, sin embargo, que antes de que la molécula pueda bajar de la montaña de energía (para dar los productos *A* y *B*), debe pasar sobre una pequeña barrera *h*. Esta barrera representa la cantidad de energía de **activación** necesaria para que se inicie la reacción descendente. Algunas veces se designa como **barrera de energía.** Las distancias *h* y *F* son las mismas para cualquier reacción dada bajo las mismas condiciones (por ejemplo, de temperatura o presión), pero varían de una reacción a otra.

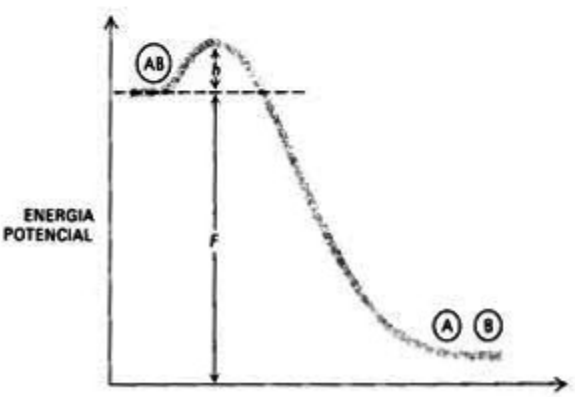


FIG. 7-2. La «montaña de energía» para una reacción química hipotética, en donde la molécula AB produce los átomos A y B. Esta es una reacción exergónica, como evidencia del hecho de que los átomos A y B tienen niveles de energía potencial menores que la molécula AB. En la formación de AB a partir de A y B, se debe dar energía a la reacción. Por lo tanto, el ir montaña arriba representaría una reacción endergónica.

El sobrepasar la barrera de energía es una parte importante en una reacción química, especialmente en las relacionadas con procesos vivientes. Esta se lleva a cabo por la «activación» de los átomos o moléculas que aumentan su nivel de energía hasta un punto en el cual se puede iniciar una reacción. Las reacciones exergónicas, una vez que se ha pasado sobre la barrera de energía, continúan por sí mismas liberando energía a medida que continúan.

Las reacciones químicas se pueden representar por las ecuaciones que muestran los reactivos químicos, los productos y las cantidades de cada uno. Consideremos por ejemplo,

$$Zn + 2HCl \rightarrow ZnCl_2 + H_2. \qquad (7\text{-}1)$$

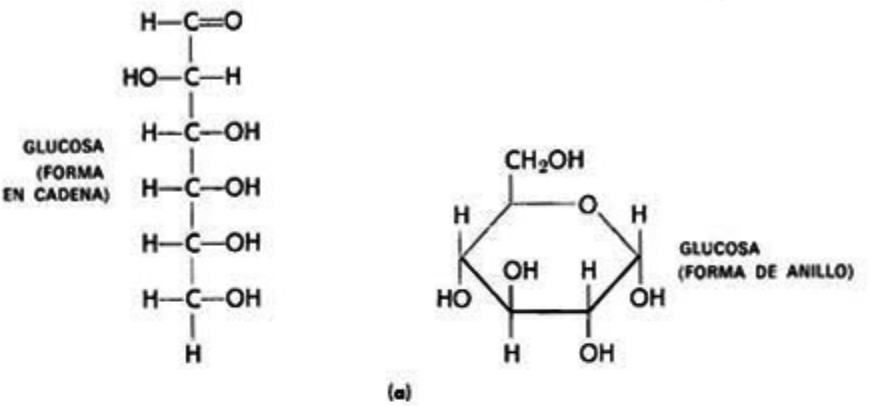
Esta ecuación se leerá así: un átomo de zinc (Zn) se combina con dos moléculas de ácido clorhídrico (HCl) para dar una molécula de cloruro de zinc ($ZnCl^2$) y una molécula de hidrógeno gaseoso. Esta ecuación contiene dos aspectos: el primero, será la fórmula exacta de los reactores y de los productos. En la parte de la izquierda de la ecuación podemos observar que una molécula de ácido clorhídrico que está compuesta de un átomo de hidrógeno y de un átomo de cloro. La parte derecha muestra que una molécula de cloruro de zinc está compuesta de un átomo de zinc y *dos* de cloro. El número en la parte inferior después del símbolo indica el número de átomos en la molécula. El hidrógeno gaseoso se escribe como H^2 porque el hidrógeno generalmente existe en una forma molecular; es decir, como dos átomos combinados químicamente. El segundo aspecto que muestra la ecuación, es que la reacción química tiene lugar de acuerdo con la **primera ley de la termodinámica,** también llamada **ley de la conservación de la materia.** Esta ley establece que *durante una reacción química ordinaria la materia no se gana ni se pierde.* Por lo tanto deben aparecer, en ambos lados de la ecuación, el mismo número de átomos de cada elemento (hidrógeno, zinc, etc.). La ecuación química suministra una descripción cuantitativa de cómo los átomos se combinan y se apartan.

7-3 CLASES DE MOLECULAS EN LOS SISTEMAS VIVIENTES

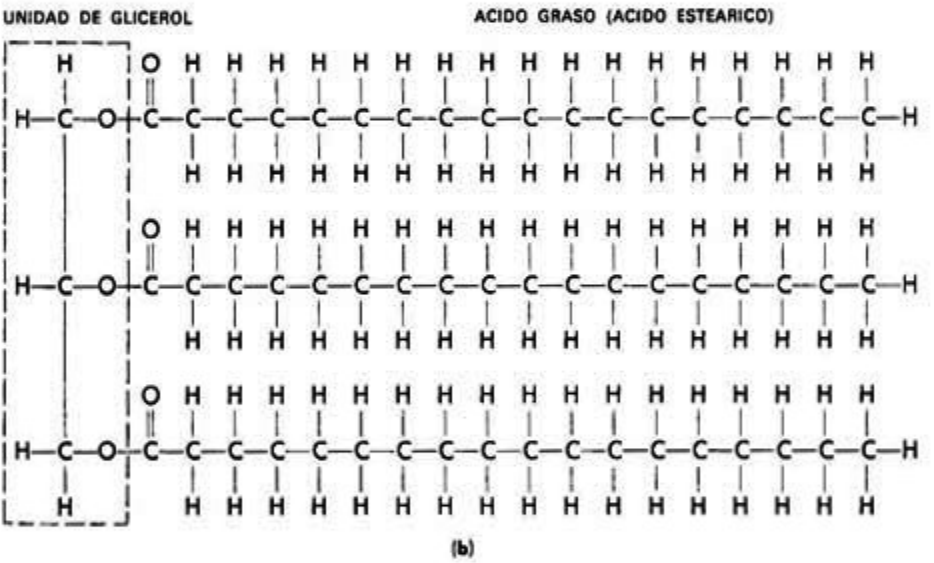
En toda la vida animal, desde la bacteria hasta el hombre, hay tres grandes tipos de compuestos relacionados con las reacciones metabólicas de los organismos vivientes. Hay carbohidratos, lípidos (grasas) * y proteínas. Los tres tipos de moléculas contienen los elementos: carbono, hidrógeno y oxígeno. Las proteínas contienen también otros elementos. Las proporciones de estos elementos varían entre un tipo de molécula y otra. Lo mismo sucede con el ordenamiento tridimensional de los átomos que forman las moléculas.

Los **carbohidratos** son la categoría general que contiene dos grandes tipos de sustancias: azúcares y almidones. Las azúcares sirven como moléculas primarias

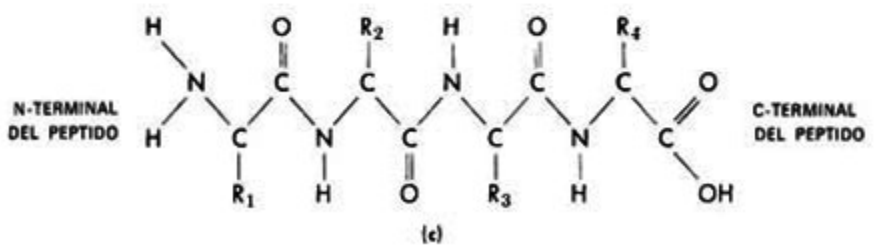
* Los términos «lípido» y «grasa» se usan a menudo para referirse a la misma cosa. La lipasa, que es una enzima que digiere grasas, por ejemplo, deriva su nombre del término lípido. Sin embargo, la mayoría de las discusiones en este libro se limitarán a los lípidos que son triglicéridos, compuestos que son específicamente grasas y sólo generalmente lípidos. De aquí, que usaremos el término grasas.



(a)



(b)



(c)

FIG. 7-3. (a) Fórmula estructural de la glucosa, el carbohidrato más importante de la materia viviente. La glucosa se muestra aquí en dos formas (formas moleculares) en las que se sabe existe en la materia viviente. (b) Una molécula de grasa, compuesta de una unidad de glicerol y tres ácidos grasos. (En este caso es el ácido esteárico). (c) Una parte de una molécula de proteína, compuesta de 4 aminoácidos.

de combustible para todas las células vivas. Los almidones sirven como combustible de reserva y también juegan un papel importante en algunas partes como en las paredes celulares de las plantas. Generalmente los carbohidratos contienen hidrógeno y oxígeno en una proporción de 2:1. Una fórmula general para los carbohidratos se puede escibir así:

$(CH_2O)_n$,

en donde n indica que las moléculas de carbohidrato son múltiples de esta unidad básica. La fórmula para la glucosa, uno de los carbohidratos más comunes en los sistemas vivientes, es $C_6H_{12}O_6$ ($n = 6$). Otro carbohidrato común es la ribosa, fórmula $C_5H_{10}O_5$ ($n = 5$). La Fig. 7-3* muestra una fórmula estructural de la glucosa con la organización básica de los átomos en la molécula.

La glucosa, la ribosa y muchas otras azúcares de 5 y 6 carbonos son los bloques de construcción fundamental de todos los grandes tipos de moléculas de carbohidratos. De acuerdo con esto, la glucosa se considera como un **azúcar simple.**

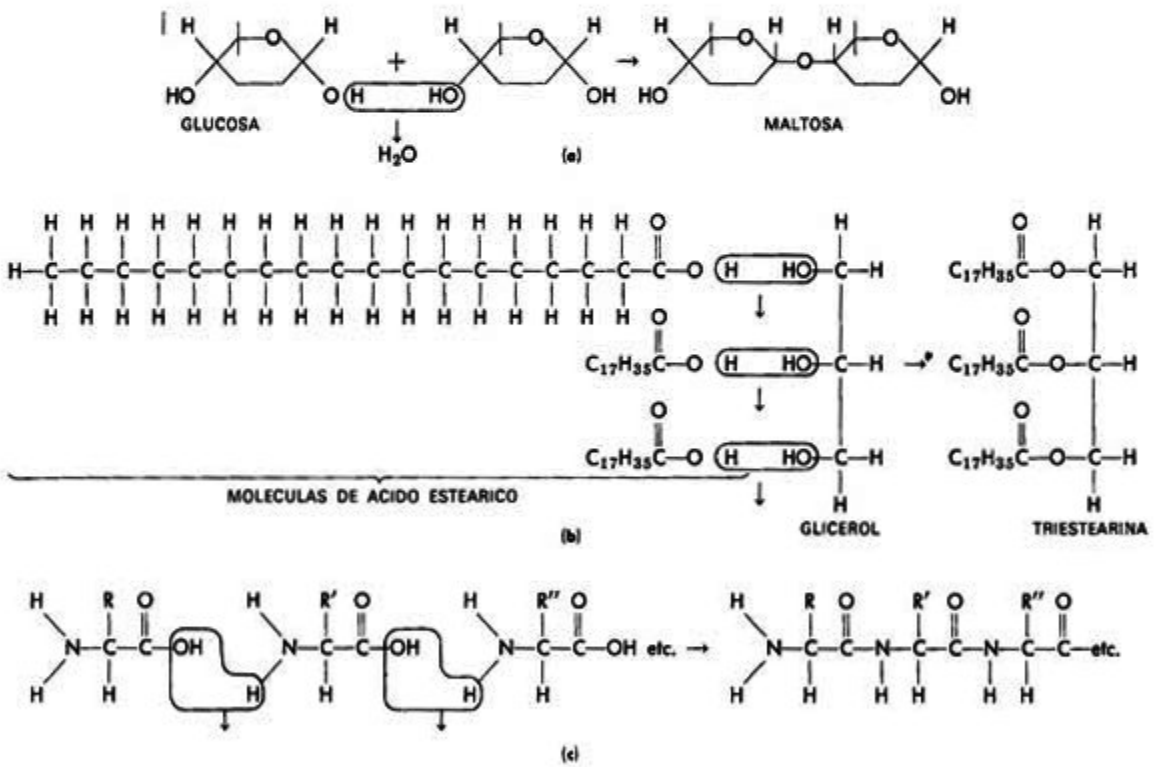


FIG. 7-4. Formación de moléculas en cadenas largas a partir de unidades fundamentales de carbohidratos, grasas y proteínas. (a) La unión de dos moléculas de glucosa forma la maltosa. (b) La unión de dos unidades de glicerol y tres ácidos grasos en la síntesis de una grasa. (c) La unión de dos aminoácidos para formar un dipéptido (el comienzo de una proteína). Nótese que en todos los casos se pierde una molécula de *agua, entre cada subunidad* (síntesis de deshidratación).

* Ver *Matter, Energy, and Life*, Capítulo 8.

Las moléculas de carbohidrato más grandes como son el almidón o la celulosa, están formadas por unidades simples de glucosa o ribosa, unidas por los extremos. De esta manera, se pueden construir moléculas de almidón de peso molecular de 500.000 o más, a partir de unidades simples. El término **macromoléculas** se utiliza algunas veces para referirse a moléculas grandes construídas por la repetición de unidades pequeñas.

El siguiente ejemplo ilustra cómo se puede unir las unidades de glucosa para producir una molécula grande, en este caso, la maltosa, un azúcar doble. La ecuación (7-2) muestra como durante este proceso una molécula de agua es eliminada:

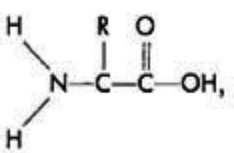
$$C_6H_{12}O_6 + C_6H_{12}O_6 \rightarrow C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O. \qquad (7\text{-}2)$$

Este proceso es llamado **síntesis de deshidratación** (Fig. 7-4 a). El proceso inverso, cuando la maltosa se rompe por *adición* química de agua entre las dos unidades, se llama **hidrólisis.** Ambos procesos ocurren en la síntesis y degradación de todos los grandes tipos de macromoléculas en las células vivientes.

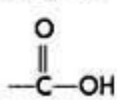
Las **grasas** son moléculas que contienen una proporción de hidrógeno a oxígeno mucho mayor de 2:1. Las moléculas de grasas completas están compuestas de dos tipos de subunidades, glicerol (que es un alcohol) y ácidos grasos. Hay muchos tipos de ácidos grasos. Una molécula de grasa está compuesta de una unidad de glicerol a la cual se adhieren tres ácidos grasos (Fig. 7-4 b). Los ácidos grasos están unidos al glicerol por síntesis de deshidratación. En la hidrólisis de las grasas, el enlace O-C se divide entre el ácido graso y el glicerol (Fig. 7-4b).

La función principal de las grasas es actuar como un tipo de combustible de reserva. Como vimos en el Capítulo 6, los fosfolípidos juegan el papel de elementos estructurales en todas las membranas. *

Las **proteínas** contienen nitrógeno, además de carbono, hidrógeno y oxígeno. Los bloques de construcción fundamental de las proteínas son los **aminoácidos.** Hay 20 aminoácidos diferentes, todos ellos tienen la fórmula general:



en donde R indica cualquier número de átomos diferentes o grupos de átomos que se unen a la molécula en esta parte; el grupo—NH_2 se llama el **grupo amino,** el grupo



es llamado **grupo ácido.** Las fórmulas para los 20 aminoácidos se muestran en el diagrama del apéndice 3.

* Para una discusión de las características de las grasas, ver *Matter, Energy, and Life*, Capítulo 8.

Los aminoácidos se unen para formar largas cadenas de proteínas por el proceso de síntesis de deshidratación (Fig. 7-4c). El grupo amino de un aminoácido se une con el grupo ácido de otro para producir un **enlace peptídico.** Estos enlaces se pueden romper por hidrólisis.

Con 20 aminoácidos, que pueden ser ordenados en cualquier secuencia se puede dar origen prácticamente a un número infinito de proteínas. Las moléculas de proteínas tienen una forma muy particular, que resulta parcialmente por la ordenación específica de los aminoácidos. Las proteínas pueden ser moléculas bastante grandes, con pesos moleculares por encima de los 2.800.000.

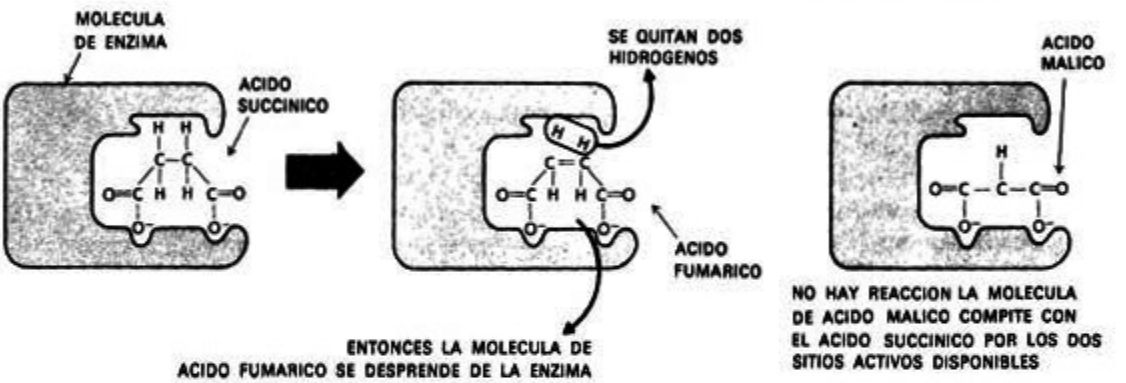


FIG. 7-5. (a) La enzima deshidrogenada succínica reacciona con su sustrato normal, el ácido succínico. Ocurre una transposición de electrones y se desprenden dos átomos de hidrógeno para producir ácido fumárico. El ácido fumárico se desprende entonces de sitio activo, dejando éste libre para otra molécula de ácido succínico. (b) Cuando el ácido málico está presente en el sistema bloquea el proceso. (Adaptación de *Biology* por John W. Kimball, Addison-Wesley.)

Las proteínas juegan papeles importantes en los organismos vivientes: elementos estructurales (cabellos, cartílagos, etc.), hormonas, **enzimas,** etc.* Las enzimas son catalizadores orgánicos y afectan la velocidad de las reacciones químicas. Todas las reacciones bioquímicas están catalizadas por enzimas específicas que generalmente aceleran la velocidad de la reacción. Recordando la montaña de energía de la Fig. 7-2, se puede pensar que las enzimas disminuyen la barrera de energía *h*. Las enzimas no hacen que una reacción ascienda por sí misma, ni tampoco dan energía, pero *sí* aceleran las reacciones que finalmente habrían ocurrido sin ellas.

De particular importancia en bioquímica es la idea de que las moléculas tienen unas formas geométricas específicas. Las proteínas son capaces de actuar como enzimas principalmente porque sus formas proveen una configuración superficial en la cual pueden encajar otras moléculas. Durante este proceso de acoplamiento, los estados de energía de las moléculas (o átomos) sobre las cuales actúan, sufren cambios. Las moléculas sobre las cuales actúan las enzimas son llamadas **sustratos** de las enzimas. La Fig. 7-5 muestra esquemáticamente el acoplamiento molecular

* Ver *Matter, Energy, and Life*, Capítulo 10.

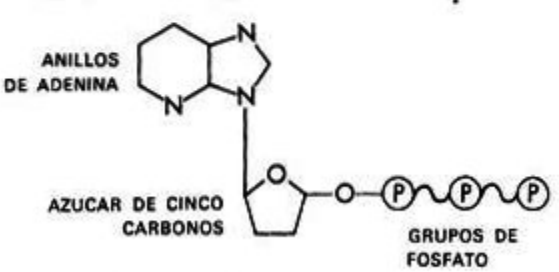
específico que se sugiere para las reacciones enzima-sustrato. Se puede observar que solamente una molécula de sustrato con una forma geométrica apropiada se puede fijar en el **sitio activo** de la enzima. Ocasionalmente, el sitio activo de la enzima está ocupado por una molécula cuya forma es similar a la de la enzima, pero lo suficientemente diferente para que no ocurra reacción. En esta forma bloquea el sitio activo, impidiendo la entrada de las moléculas del sustrato normal. Algunos inhibidores de enzimas permanecen sólo temporalmente en el sitio activo. Un ejemplo es el ácido málico, que se muestra en la Fig. 7-5. Este simplemente compite por el sitio activo con las moléculas de sustrato normal. Cuanto más ácido málico haya, menor acción habrá sobre el ácido succínico. Otros inhibidores de las enzimas, como son el monóxido de carbono y el cianuro, quedan permanentemente en los sitios activos de las enzimas que afectan. Por lo tanto, ponen las enzimas fuera de acción. Estos inhibidores se conocen como «venenos enzimáticos». Muchas sustancias que generalmente se conocen como venenos, parecen trabajar en esta forma.

Teniendo en cuenta esta información básica pasaremos ahora a considerar los procesos químicos relacionados con las actividades de la vida.

7-4 EL ATP Y EL VALOR DE LA ENERGIA EN LA CELULA

A través de la evolución química, los sistemas vivientes han desarrollado medios eficaces mediante los cuales se puede almacenar la energía química potencial. La energía liberada por la ruptura de las moléculas de combustión dentro de cada célula es capturada en la forma de **enlaces fosfato de alta energía.*** Estos constituyen la mayor fuente de energía *en todos los seres vivientes*. Su distribución universal a través de la materia viviente es otra indicación de la unidad bioquímica de la vida.

Los enlaces de fosfato de alta energía se encuentran principalmente en una molécula llamada adenosina trifosfato, o ATP, que consiste de una molécula conocida como adenina, un azúcar de cinco carbonos, la ribosa, y tres grupos de fosfato. La molécula de ATP se representa diagramáticamente así:



Las líneas onduladas entre los dos últimos grupos de fosfato de la molécula de ATP indican enlaces de alta energía. El enlace del primer fosfato que se une a la

* Los enlaces fosfato de alta energía se llaman así porque contienen más energía que los enlaces fosfato normales. Sin embargo, hay muchos otros tipos de enlaces químicos que contienen más energía que los enlaces fosfato de alta energía. Por lo tanto, el término «alta energía» es un término relativo, que tiene como punto de comparación el enlace fosfato normal o de baja energía.

ribosa es un enlace de baja energía. La diferencia entre un enlace fosfato de alta y uno de baja energía está en la cantidad de energía que libera la hidrólisis de cada uno en el sistema biológico. Los enlaces fosfato de alta energía liberan más o menos 10 kilocalorías (kcal.) por mol. * Los enlaces fosfato de baja energía liberan aproximadamente de dos a tres kilocalorías por mol.

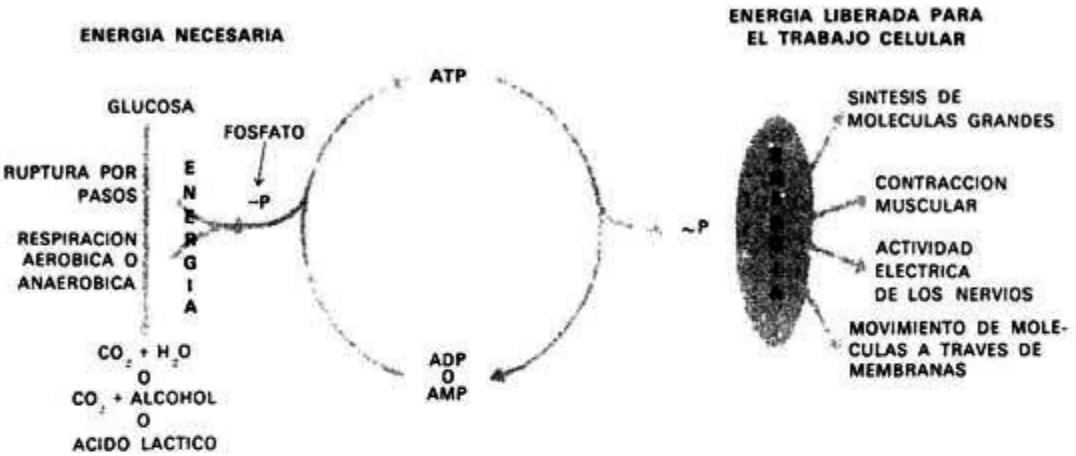


FIG. 7-6. El ciclo del ATP. Las moléculas de ATP, que son los valores pequeños de la célula, desprenden uno o dos grupos fosfato, liverando la energía que está en los enlaces de alta energía para la realización del trabajo celular. A la derecha se muestran algunos de las funciones para las cuales se necesita energía. Los compuestos ADP y AMP, pobres en energía, se transforman de nuevo en ATP por la adición de uno o dos grupos fosfato. La energía para esto se deriva de la ruptura de la glucosa, la molécula combustible de la célula.

Los enlaces fosfato de alta energía son el resultado de la reorganización interna de los electrones entre los átomos de fósforo y oxígeno. Tanto en los enlaces fosfato de baja energía como en los de alta energía hay el mismo número de átomos y electrones. La diferencia en la cantidad de energía que libera la ruptura de cada uno, es el resultado de una diferencia en la configuración electrónica relacionada con los enlaces respectivos.

Las moléculas de ATP que contienen dos enlaces de alta energía, representan la mayor energía de masa en las células vivientes. El ATP se utiliza en todas las reacciones que exigen cierta entrada de energía.

---

* En la investigación científica moderna, la energía se mide en dos unidades: *calorías* (abreviado cal) y *kilocalorías* (abreviado kcal o Cal). Una caloría es la cantidad de calor necesaria para elevar un gramo de agua de 14,5° a 15,5°C. Esta unidad de medida de calor se utiliza más frecuentemente en investigaciones físicas y químicas. Una kilocaloría es la cantidad de calor necesaria para elevar la temperatura de 1.000 gramos de agua de 14,5° a 15,5°C. Esta unidad se usa más frecuentemente en trabajos bioquímicos y biológicos, en donde, a menudo, se necesita una cantidad mayor de energía. La kilocaloría dietética es objeto de la atención de muchas personas, y es lo mismo que la kilocaloría. El *mol* se utiliza en química para indicar un número específico de moléculas o de átomos de una cierta sustancia. Un mol de una sustancia se obtiene al disolver el peso molecular en gramos de una sustancia en una cantidad de agua suficiente para obtener un litro de la solución. Un mol contiene exactamente $6{,}023 \times 10^{23}$ partículas (moléculas, iones, o átomos). Este número a menudo se conoce como el *número de Avogadro*. La conversión de un mol de ATP a un mol de ADP libera aproximadamente 10 kilocalorías.

Cuando se necesita energía para cualquier actividad celular como la síntesis de una proteína, se separan uno o dos de los tres grupos de fosfato de la molécula de ATP. Esto deja un compuesto que es menos rico en energía—ya sea adenosina difosfato (ADP) o adenosina monofosfato (AMP). Las moléculas de ADP y AMP se convierten de nuevo en ATP aprovechando la energía liberada por la ruptura de moléculas de glucosa. De este modo, en los sistemas vivientes, se realiza un ciclo constante de ruptura y restauración de ATP. (Fig. 7-6.)

La utilización de ATP, como la mayor fuente de energía, ofrece muchas ventajas a los sistemas vivientes. Brinda, en primer lugar, un medio para almacenar energía potencial fácilmente recuperable, que en sistemas químicos se puede conservar solamente en la forma de enlaces químicos. Desde luego, hay energía potencial en enlaces químicos de moléculas de glucosa, pero la célula no puede recuperar esta energía tan fácilmente para trabajo inmediato como es el caso con la energía del ATP.

En segundo lugar, la cantidad de energía liberada por la ruptura de uno a dos enlaces fosfato de alta energía es apenas un poco más que la cantidad exacta que se necesita para realizar un solo paso en la mayoría de las reacciones químicas. Puesto que todas las reacciones pierden una cierta cantidad de energía potencial como calor utilizable, ninguna reacción tiene un ciento por ciento de eficiencia. Sin embargo, la liberación de poca energía de masa reduce la pérdida, porque se deja de utilizar menos energía.

El ATP no es la única molécula que puede suministrar energía para las reacciones bioquímicas. Otras moléculas con estructuras similares a la adenina, también pueden tener enlaces de fosfato de alta energía, por ejemplo, uridina trifosfato (UTP), citidina trifosfato (CTP), y guanosina trifosfato (GTP). Además unas pocas reacciones químicas están relacionadas con enlaces de sulfuro de alta energía. Sin embargo, el ATP está considerado muy correctamente como la mayor fuente de energía en la célula viviente. Este funciona en mayor número de reacciones bioquímicas que cualquier otra molécula.

7-5 RESPIRACION ANAEROBICA Y AEROBICA

El proceso a través del cual la energía de la glucosa u otras moléculas combustibles es capturada por la célula en la forma de TPA se conoce con el nombre de **respiración.** Se pueden distinguir dos tipos de respiración en la materia viviente: **anaeróbica** y **aeróbica.**

La respiración aeróbica incluye la ruptura de la glucosa a través de una serie de reacciones en las cuales finalmente interviene el elemento oxígeno. El oxígeno no reacciona directamente con las moléculas de glucosa en las células vivientes. Sin embargo es una parte importante en la reacción total de ruptura. Con excepción de ciertos microorganismos como son algunos tipos de bacterias, la respiración aeróbica ocurre en células de todos los animales y plantas. La siguiente es una ecuación general para la respiración aeróbica:

$$\text{MOLECULA DE COMBUSTIBLE} + O_2 \rightarrow \text{FRAGMENTOS DE COMBUSTIBLE} + H_2O + \text{ENERGIA.} \qquad (7\text{-}3)$$

Los fragmentos de combustible de la respiración aeróbica son generalmente anhídrido carbónico.

La respiración anaeróbica ocurre en ausencia de oxígeno y es típica de muchos microorganismos. Sin embargo, las células de organismos superiores también son capaces de llevar a cabo respiración anaeróbica cuando la cantidad de oxígeno es limitada. Las células musculares en el hombre, por ejemplo, efectúan respiración anaeróbica durante los períodos de ejercicio extenuante. El patrón de respiración anaeróbica se da en la siguiente ecuación:

MOLECULA DE COMBUSTIBLE — FRAGMENTOS DE COMBUSTIBLE + ENERGIA. (7-4)

Los fragmentos de combustible de la respiración anaeróbica son CO_2 y ya sea ácido láctico ($C_3H_6O_3$) o alcohol etílico (C_2H_5OH), dependiendo del tipo de células en las cuales ocurre el proceso.

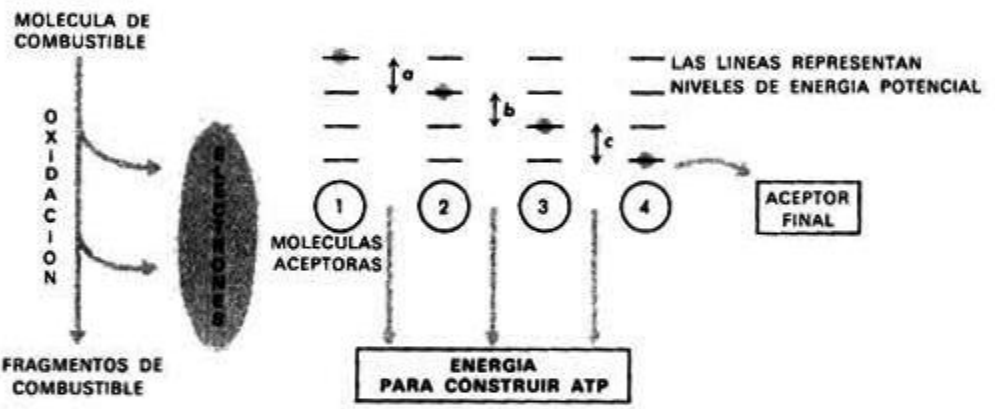


Fig. 7-7. Diagrama general que muestra el principio relacionado con las oxideaciones biológicas y el almacenamiento de energía en la forma de ATP. Las estructuras circulares marcadas de 1 a 4, representan moléculas específicas transportadoras de electrones. Los electrones disminuyen en los niveles de energía potencial a medida que pasan de una molécula transportadora a otra. Esta disminución ocurre dentro de las nubes de electrones de cada molécula transportadora y está indicada por las distancias *a*, *b* y *c*. Los descensos en niveles de energía dentro de cada transferencia resulta en la liberación de pequeñas cantidades de energía. Esta energía es capturada para la formación de ATP.

Los principios químicos sobre los cuales operan las respiraciones anaeróbica y aeróbica son similares. Ambos procesos son exergónicos y por lo tanto «ruedan cuesta abajo»; ambos tienen lugar en una serie de reacciones químicas que se realizan por pasos; ambos envuelven reacciones de **oxidación** y reacciones de **reducción.** La oxidación comprende la eliminación de electrones de un átomo o de una molécula, mientras que la reducción comprende su adición a un átomo o a una molécula. En las células vivientes, la energía se gana separando electrones, dos a la vez, de moléculas de combustible como la glucosa.

El proceso clave de liberación de energía tanto en la respiración aeróbica como anaeróbica, es el transporte de electrones desde la molécula de combustible a un **aceptor de electrones.** La molécula de combustible se oxida; el aceptor se reduce. A medida que los electrones se transfieren caen desde niveles de energía más altos a niveles de energía más bajos. La energía que pierden al caer se incor-

pora a los enlaces fosfato de alta energía. Este proceso, de gran importancia, está diagramado en la Fig. 7-7. En todas las células vivientes, la energía de las moléculas de combustible se captura a través del proceso de transferencia de electrones. El mecanismo liberador de energía es la caída en los niveles de energía potencial de los electrones.

Una mayor compresión de la complejidad y eficiencia de los sistemas moleculares se puede obtener al examinar detalladamente los procesos de respiración anaeróbica y aeróbica. El estado inicial, llamado **glicólisis,** o **fermentación,** es el mismo para ambos tipos de respiración. El segundo estado, conocido como **ciclo del ácido cítrico de Krebs** es característico de la respiración aeróbica.

7-6 GLICOLISIS

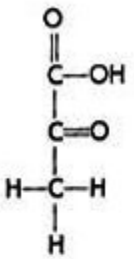
La glucosa es la molécula combustible básica tanto para la respiración aeróbica como para la respiración anaeróbica. Sin embargo, para separar electrones de la glucosa, la molécula debe ser activada. Generalmente, ésta es una molécula estable y debe impulsarse para que sobrepase la barrera de energía. La activación se lleva a cabo cuando dos grupos de fosfato de dos ATP se transfieren a la molécula de glucosa. Esto hace que la molécula de glucosa sea altamente inestable, y como resultado se divida en dos azúcares de tres carbonos. Estas sufren reacciones posteriores, en las cuales cada una se activa con la adición de otro grupo de fosfato. Todas estas reacciones son preparatorias a la liberación de electrones y a la liberación de energía. Hasta aquí, la célula ha gastado energía (en forma de ATP), pero no ha obtenido ninguna. Es decir, que existe cierta clase de deuda.

Por medio de enzimas específicas se separan un par de electrones de cada azúcar de tres carbonos. Sin embargo, es muy difícil eliminar electrones de una molécula o de un átomo sin gastar una gran cantidad de energía. Los electrones cargados negativamente, tienden a permanecer junto con la carga positiva o protón de la molécula a la cual están unidos. Sin embargo, la célula tiene medios para vencer esta dificultad. Por cada electrón que se separa de la molécula de combustible, también se aparta un protón. Un electrón y un protón juntos constituyen un átomo de hidrógeno. Entonces, en realidad, dos átomos de hidrógeno se separan de la molécula de combustibles (azúcar de tres carbonos). Sin embargo, es el electrón el que pasa de un aceptor a otro, y la energía que se libera es el resultado de su cambio en el nivel de energía potencial. Los protones no están envueltos en la liberación de energía ni en su captura; en breve veremos lo que ocurre con ellos. Los electrones separados del azúcar de tres carbonos son tomados por una molécula aceptora especial, conocida como nicotinamida adenina dinucleótido (NAD). *

Durante la separación de dos electrones y dos protones de cada azúcar de tres carbonos, uno de los grupos de fosfato se transfiere de nuevo al ADP. Esto produce ATP. Ocurre luego otra reacción y el resto de los grupos de fosfato de cada azúcar de tres carbonos se transfiere al ADP, produciendo ATP. Además de producir

* NAD se llamó anteriormente al DPN, que indicaba difosfopiridina nucleótida. La designación de DPN se encontrará frecuentemente en libros o artículos publicados antes de 1963.

ATP, esta reacción origina una molécula muy importante conocida como **ácido pirúvico.** La fórmula estructural del ácido pirúvico es:



Por cada molécula de glucosa, en la glicólisis se producen dos moléculas de ácido pirúvico y dos moléculas de DAN que contienen dos electrones. Lo que suceda de aquí en adelante depende de si las células tienen la maquinaria enzimática para la respiración aeróbica o anaeróbica.

Consideremos primero la respiración anaeróbica. En este caso el NAD, con la ayuda de enzimas específicas transfiere sus dos electrones al ácido pirúvico. Esto hace que la molécula se cargue negativamente y tome dos protones del medium. De este modo podemos observar que en realidad se separan dos átomos de hidrógeno de la molécula de combustible para añadirlos al ácido pirúvico.

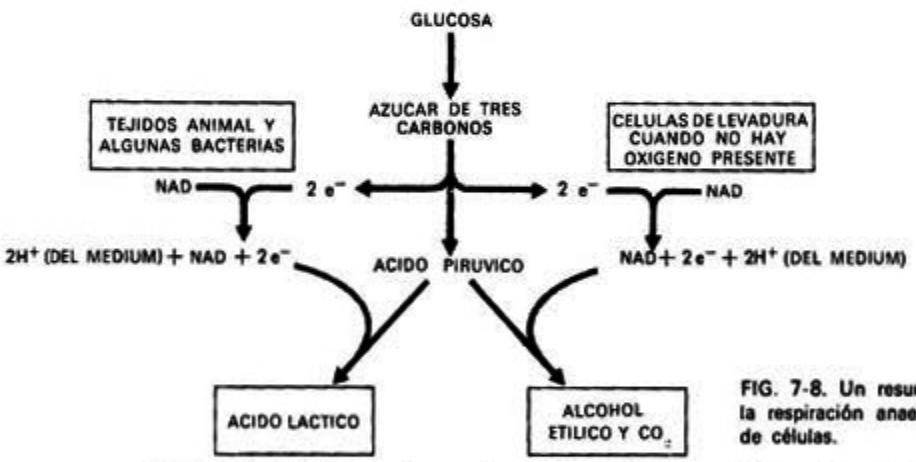


FIG. 7-8. Un resumen comparativo de la respiración anaeróbica en dos tipos de células.

El tipo de células en las cuales ocurre el proceso determina el tipo de molécula producida por la adición de átomos de hidrógeno al ácido pirúvico. Las células musculares de animales como las del hombre o de los insectos tienen una serie de enzimas que forman ácido láctico, $C_3H_6O_3$. En los animales la acumulación de ácido láctico está asociada con la fatiga muscular. Algunas bacterias también tienen las enzimas que producen ácido láctico; el sabor agrio de algunos alimentos como en el caso de la leche algunas veces, se debe al ácido láctico que producen algunas bacterias. En las células de levadura, otra serie de enzimas forman alcohol etílico y anhídrido carbónico. Las dos vías de respiración anaeróbica están resumidas en la Fig. 7-8.

¿Qué ha obtenido el organismo del proceso de glicólisis? En términos de energía

el resultado es el mismo en la levadura, en el músculo, o en las células bacterianas. La célula utilizó dos moléculas de ATP para poner el proceso en marcha y se produjo un total de cuatro moléculas de ATP. Por lo tanto, la ganancia neta de glicólisis es dos ATP que pueden ser usados para el trabajo celular. Puesto que los procesos que suministran la energía para los organismos anaeróbicos terminan aquí, esto sería todo lo que puede obtenerse por cada molécula de glucosa oxidada.

7-7 EL CICLO DE KREBS O EL CICLO DEL ACIDO CITRICO

La diferencia química entre la respiración anaeróbica y aeróbica está en el futuro de la molécula de ácido pirúvico. Hemos visto que, en la respiración anaeróbica, el ácido pirúvico se convierte en ácido láctico o alcohol etílico por la adición de dos átomos de hidrógeno. En la respiración aeróbica el proceso es muy diferente. El ácido pirúvico pasa a través de un gran número de transformaciones específicas, durante las cuales se forman muchos productos intermedios. En esta serie de reacciones, la energía potencial de las moléculas de ácido pirúvico se libera en pequeñas cantidades que se usan para construir ATP a partir de ADP. *La respiración aeróbica es entonces capaz de extraer una mayor cantidad de energía por cada molécula de glucosa que la respiración anaeróbica.*

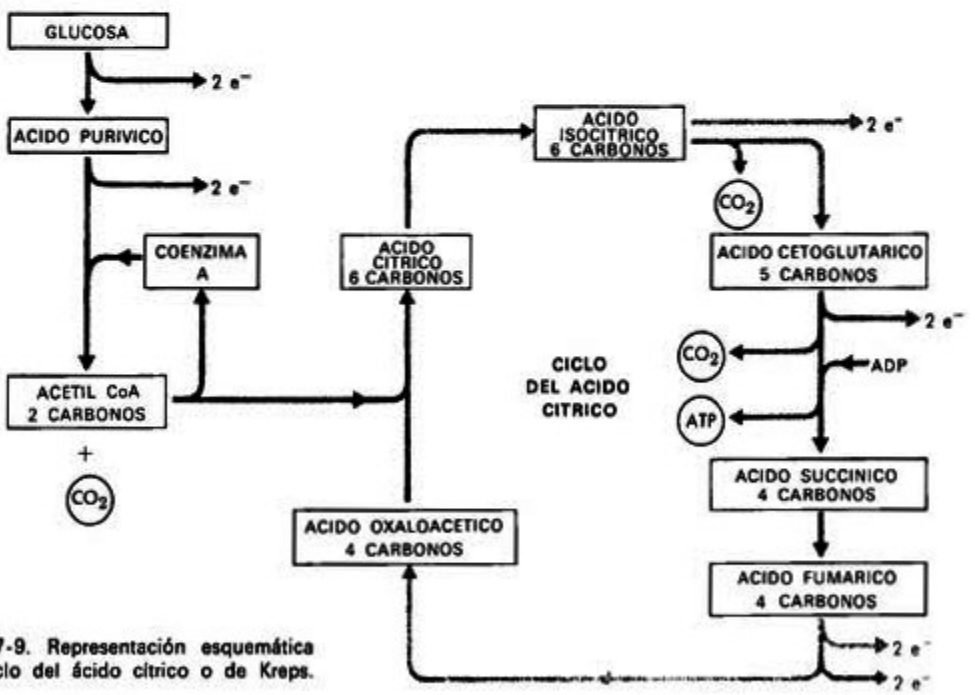


FIG. 7-9. Representación esquemática del ciclo del ácido cítrico o de Kreps.

La base bioquímica de la respiración aeróbica es la serie de reacciones conocida como el **ciclo del ácido cítrico** o **de Krebs.** (Nombre tomado de Hans Krebs, un bioquímico inglés que trabajó en detalles sobre algunas de sus más importantes reacciones). Durante esta serie de reacciones se libera la energía adicional. Los mayores pasos de este ciclo se muestran en la Fig. 7-9.

El ciclo del ácido cítrico es un ciclo porque termina restaurando las moléculas con las cuales se inició. Los materiales primarios como el ácido pirúvico entran al ciclo combinándose con la coenzima A (existente en la célula). El compuesto resultante, coenzima A de acetil, se combina con un azúcar de cuatro carbones (el ácido oxaloacético) para producir ácido cítrico. Siguiendo el ciclo, podemos ver que una molécula de ácido oxaloacético se forma de nuevo, varios pasos más tarde.

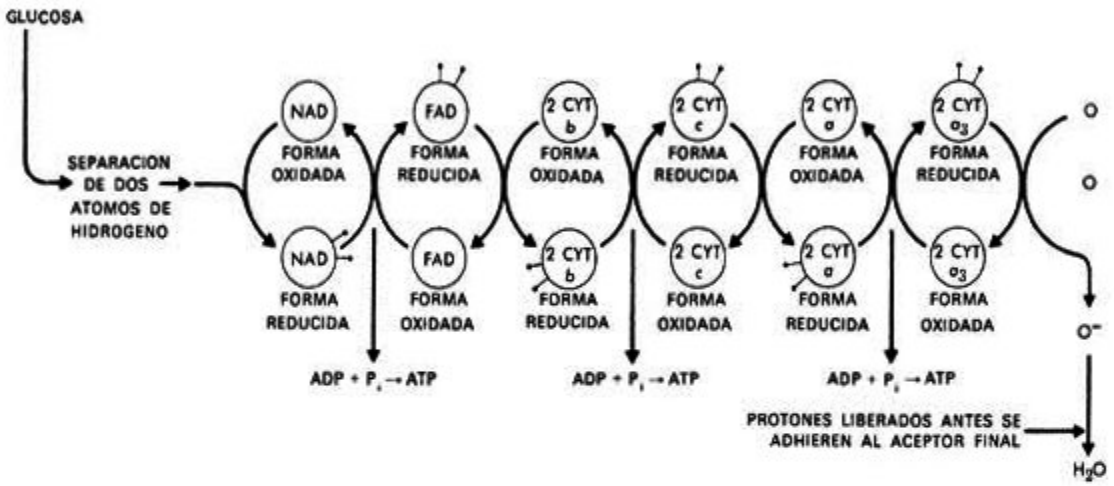


FIG. 7-10. Diagrama de varias de las moléculas transportadoras de electrones comprendidas en el paso de los electrones desde una molécula de combustible hasta un aceptor final. Durante el curso de este proceso, la energía de los electrones se utiliza para agregar fosfato inorgánico (PO_4) a las moléculas de ADP, para formar ATP. Los sitios de producción de ATP están indicados por flechas que se dirigen hacia abajo desde tres sitios de transferencia. Pi indica fosfato inorgánico.

Durante el ciclo del ácido cítrico, se separan dos electrones a la vez (lo mismo sucede con los protones), de varias sustancias intermedias. Las moléculas de anhídrido carbónico (CO_2) también se liberan de intermediarios específicos (decarboxilación). La eliminación de electrones y protones, lo mismo que de anhídrido carbónico se lleva a cabo por medio de enzimas específicas para cada intermediario.

Los electrones separados durante el ciclo de Krebs son tomados por moléculas aceptoras de electrones. En la mayoría de los casos esta molécula es NAD, el aceptor que hemos encontrado durante la conversión de glucosa en ácido pirúvico. En un caso como es el de la conversión de ácido succínico en ácido fumárico, los electrones son tomados directamente por otra sustancia, nucleótico del adenina flavina (FAD).

7-8 CAPTURA DE ENERGIA: EL SISTEMA TRANSPORTADOR DE ELECTRONES

Hasta ahora hemos discutido la respiración aeróbica solamente en términos de ruptura de ácido pirúvico. ¿En dónde se produce la energía en este proceso? En la Fig. 7-9 observamos que por cada molécula de ácido pirúvico que entra al

ciclo de Krebs, solamente se forma un ATP directamente. Esto ocurre durante la conversión del ácido α-cetoglutárico a ácido succínico. Esto representa una ganancia de muy poca energía. ¿En qué otras formas se extrae la energía del ácido pirúvico y de sus intermediarios en el ciclo del ácido cítrico? Para responder a esta pregunta debemos dirigir nuestra atención hacia la suerte de los electrones que se liberan durante los procesos de oxidación.

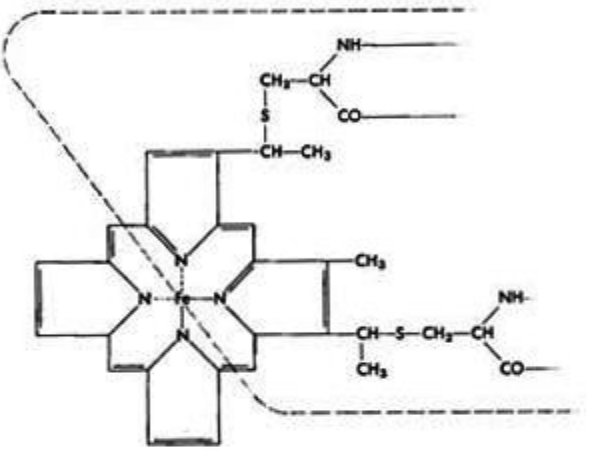


FIG. 7-11. La estructura del citocromo c, una molécula transportadora de electrones. La porción heme de la molécula, con un átomo de hierro en su centro, es una estructura molecular común que se encuentra en todos los citocromos, en la hemoglobina y en la mioglobina (compuestos que llevan oxígeno en la sangre y en el músculo respectivamente), y en algunas enzimas como la catalasa. La porción heme de todas estas moléculas es bastante semejante. La diferencia importante tanto en estructura como en función entre estas diversas sustancias depende de la naturaleza de la proteína a la cual heme está adherida.

Muchos de estos procesos de oxidación y transporte de electrones ocurren dentro de las mitocondrias de las células vivientes (ver la Fig. 7-11). Las mitocondrias se encuentran en todas las células con excepción de las bacterias y de los glóbulos rojos sanguíneos maduros de los animales superiores. Se piensa que las moléculas aceptoras de electrones están alineadas en un orden específico en las paredes de cada mitocondria. Cada grupo completo de moléculas aceptoras se conoce como **cadena respiratoria.** La cadena respiratoria es como la línea de producción de una fábrica; las moléculas aceptoras de electrones están alineadas en un orden específico y los electrones que se separan de las moléculas de combustible, pasan a lo largo de la cadena en un orden definido (Fig. 7-10).

De particular importancia en la transferencia de electrones en la cadena respiratoria es un grupo de moléculas conocidas como los **citocromos.** Los citocromos están íntimamente relacionados con la hemoglobina; ambos poseen una estructura **heme** muy importante (ver la Fig. 7-11). En los citocromos, el hierro central (en el heme) sufre oxidaciones y reducciones sucesivas. A medida que el átomo de hierro gana electrones, pasa de la forma Fe^{+3} a la forma Fe^{+2}. En una forma similar a medida que los electrones pasan al siguiente aceptor, el hierro del aceptor anterior pasa de nuevo al estado Fe^{+3}. Debido a la distribución de electrones de éste, el átomo de hierro puede pasar fácilmente de un estado de valencia a otro. Esta característica del hierro le concede gran utilidad en el proceso de transferencia de electrones.

Los diversos citocromos se designan por letras *a*, *b*, *c* y a_3 (este último llamado también **citocromo oxidasa).** Se cree que en cada cadena respiratoria, los citocromos están alineados en el orden que se muestra en la Fig. 7-10. El orden de las

letras de los diversos citocromos obedecen al orden en el cual fueron aisladas e identificadas las sustancias y no a su posición espacial en la cadena respiratoria.

Por cada par de electrones que pasan a lo largo de la cadena respiratoria completa, se producen tres moléculas de ATP, que son utilizadas por la célula. Se produce un ATP en el paso de los electrones de NAD a FAD, otro en el paso de los electrones hasta el citocromo *c*, y un tercero en el paso de electrones desde el citocromo *c* hasta el a_3. Debido al sistema de transporte de electrones, los organismos aeróbicos pueden producir una mayor cantidad de ATP que los organismos anaeróbicos. Generalmente, los organismos anaeróbicos no poseen cadenas respiratorias completas.

Cuando los electrones llegan al final de la cadena respiratoria, el citocromo de oxidación los pasa al oxígeno molecular. El oxígeno, cargado ahora negativamente, toma protones del medium para producir agua. * Por lo tanto, el objeto del oxígeno en la respiración aeróbica es actuar como un aceptor final de electrones y protones. Esta es una de las principales diferencias entre el hecho de quemar combustibles como la gasolina y la oxidación de los alimentos en el organismo viviente. Cuando la gasolina se quema, el oxígeno reacciona directamente con moléculas de combustible. En la oxidación celular, sin embargo, el oxígeno no se une directamente con las moléculas de glucosa. Tanto en la oxidación celular como en la quema de combustibles como la gasolina se originan los mismos productos finales ($CO_2 + H_2O$), pero los mecanismos químicos por los cuales se realizan estos procesos son muy diferentes. Es muy importante la comprensión de esta diferencia en el proceso de obtención de energía, que comprende la reconstrucción de ATP a partir de ADP. La liberación de energía en pequeños pasos, tal como ocurre en la célula, permite que se capture mayor energía en forma utilizable. La oxidación de materiales a través de procesos de combustión en un solo paso, produce mucho calor. Para los organismos, la producción de mucho calor representa una pérdida de energía. La ruptura en pasos, a través de procesos más complicados, es más eficiente.

La ecuación total para la respiración aeróbica se puede escribir así:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O \rightarrow 6CO_2 + 12H_2O + \text{ENERGIA}. \qquad (7\text{-}5)$$

Esta ecuación representa un *resumen* de las entradas y salidas en los procesos respiratorios. ¿Por qué se incluye el agua en ambos lados de la ecuación? Sería más sencillo escribir:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{ENERGIA} \qquad (7\text{-}6)$$

y omitir el agua del lado izquierdo de la ecuación (7-5). Pero esto sería ignorar el hecho de que las moléculas de agua juegan un papel importante en la obtención de energía a partir de los carbohidratos. En seis lugares durante el ciclo del ácido cítrico, se añade el agua a un compuesto intermedio para producir una transposi-

---

* Los protones libres no existen en el medium. Lo que pasa es que en muchos casos, las moléculas de agua tienden a llevar protones adicionales, dando la fórmula H_3O^+. De este modo, la reacción que ocurre al final de la cadena respiratoria se puede representar así: $4H_3O^+ + O_2^{=} \rightarrow 6H_2O$.

ción molecular específica. Esta transposición hace más fácil la separación de electrones adicionales. Si las moléculas de agua no tomaran parte en la reacción, la glucosa no se tranformaría completamente en anhídrido carbónico y agua.

7-9 PRODUCCION DE ENERGIA EN LA RESPIRACION ANAEROBICA Y AEROBICA

Hemos visto que por cada molécula de glucosa que oxidan los organismos anaeróbicos se extrae un total de cuatro moléculas de ATP. Solamente dos de estas cuatro moléculas constituyen una «ganancia», puesto que se necesitan únicamente dos moléculas para poner en marcha el proceso. Los organismos aeróbicos, como resultado de la transferencia de electrones, son mucho más eficientes.

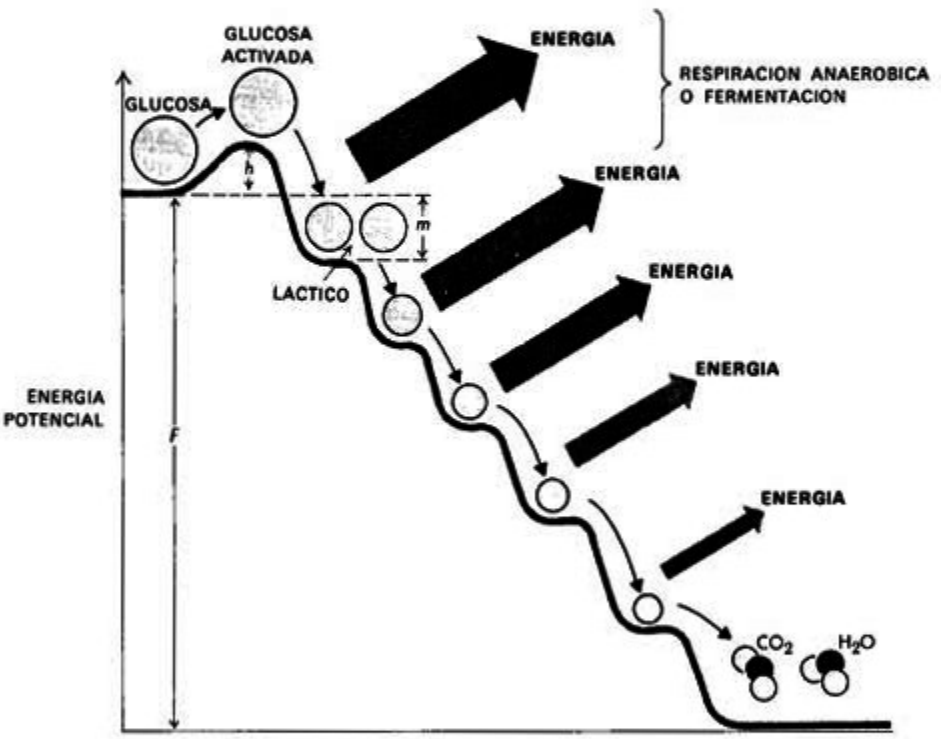


FIG. 7-12. La «montaña de energía» mostrando los cambios en la energía potencial a medida que se oxida una molécula de glucosa.

Si se conocen la cantidad total de glucosa oxidada y el total de ATP producido, se puede calcular la eficiencia de producción de energía. Un mol de glucosa contiene una energía potencial de 690 kilocalorías. Si la célula pudiera convertir toda esta energía en enlaces fosfato de alta energía, tendría una eficiencia del 100%. ¿Cuánto ATP producen los organismos aeróbicos por mol de glucosa? La oxidación de un mol de glucosa por un organismo aeróbico da un total de

40 moles de ATP. Puesto que se utilizan dos moles de ATP para poner a marchar los procesos iniciales de glicólisis, la célula obtiene una ganancia neta de 38 moles de ATP. Como hemos visto, cada mol de ATP representa unas 10 kilocalorías. Entonces, los organismos aeróbicos son capaces de obtener 380 kilocalorías fuera de unas 690 posiblemente. Esto representa una eficiencia de un 55%. En comparación con muchos tipos de máquinas, esta eficiencia es tremendamente alta. *

Los organismos anaeróbicos son mucho menos eficientes al extraer energía utilizable de la glucosa. La ruptura de un mol de glucosa en dos moles de ácido láctido da de sí, teóricamente, unas 56 kilocalorías. Los organismos anaeróbicos son capaces de obtener una ganancia neta de dos moles de ATP. Esto representa unas 20 kilocalorías, o sólo un 3% del total de 690 kilocalorías disponibles en la glucosa original. Es tal vez debido a su eficiencia relativamente alta en la conversión de combustible a energía que los organismos anaeróbicos han sido capaces de llegar a tan alto grado de especialización.

Los procesos de respiración aeróbica y anaeróbica comprenden la pérdida sucesiva de la energía potencial de la molécula de glucosa. Podemos imaginar los cambios de la energía durante la reacción completa teniendo en cuenta la montaña de energía (Fig. 7-12). Se puede observar que una molécula de glucosa descansa en la parte más alta de la montaña de energía. La distancia *F* en la Fig. 7-12 representa el total de energía potencial contenida en una molécula de glucosa, o sea, 690 kilocalorías por mol. A medida que la molécula de glucosa desciende en la montaña de energía, se liberan pequeñas cantidades de energía en cada paso que se capturan en la forma de ATP. Los productos finales de respiración anaeróbica representan el primer nivel. La respiración aeróbica lleva el proceso todavía más allá por oxidación de los azúcares de tres carbonos hasta anhídrido carbónico y agua. Estos representan el nivel de energía más bajo al cual se pueden llevar los átomos de carbono, hidrógeno y oxígeno de la glucosa.

¿Por qué ha evolucionado la célula a través de un patrón tan intrincado para liberar energía? He aquí, dos posibles razones. La primera, sería que el uso eficiente de la energía, esto es, la captura de tanto como sea posible en la forma de ATP, depende de la habilidad de la célula para liberar en un tiempo determinado pequeñas cantidades de energía. La separación de un par de electrones produce solamente la energía que es capaz de manejar el mecanismo productor de ATP. Aunque esta separación de un par de electrones de glucosa, produce una molécula inestable, la adición de agua y la transposición molecular que ocurre subsecuentemente ayudan a producir una molécula más estable. Por consiguiente, se pueden apartar más pares de hidrógenos en reacciones posteriores. La segunda razón, sería la de que muchos de los productos intermedios en la ruptura de la glucosa son importantes en la síntesis de algunas moléculas tales como las grasas o las proteínas. Debido a que estos compuestos intermedios son importantes en procesos diferentes a la ruptura de la glucosa, tienen una doble función. El proceso respiratorio no es una serie de reacciones aisladas dentro de la célula. Es una parte de gran importancia en un elevado número de vías bioquímicas.

---

* La mejor máquina de vapor rara vez llega a una eficiencia de más de 45%, y la mayoría de las máquinas de automóviles operan con una eficiencia menor del 25%.

7-10 COMO SE ESTUDIAN LOS SISTEMAS BIOQUIMICOS

La serie de reacciones implícitas en la glicólisis y el ciclo de Krebs son muy numerosas e intrincadas. ¿Cómo se ha llegado al conocimiento de los pasos intermedios y el orden en que ocurren? Algunos ejemplos ilustrarán los caminos seguidos por los bioquímicos a fin de obtener cierta información sobre las reacciones respiratorias.

En 1935, el biólogo húngaro Albert Szent-Gyorgyi estudió la respiración en músculos aislados del pecho de palomas. El observó que la velocidad de consumo de oxígeno, es bastante rápida al principio y disminuye lentamente con el tiempo. Los músculos del pecho de las palomas respiran muy rápidamente, produciendo poco ácido láctico; su producto es anhídrido carbónico y agua. Szent-Gyorgyi notó algo de mayor importancia en sus experimentos: el descenso en la velocidad de respiración era paralelo a la velocidad de desaparición del ácido succínico del músculo. Sin embargo, él halló que la velocidad respiratoria se podía restaurar a su nivel normal añadiendo pequeñas cantidades de ácido succínico o fumárico. Szent-Gyorgyi concluyó que estas sustancias deberían estar comprendidas de alguna manera en la oxidación de los carbohidratos. Estudios posteriores mostraron que si se añadía ácido succínico, fumárico u oxaloacético a la preparación muscular, se podía producir una gran cantidad de ácido cítrico. Esto sugirió a muchos investigadores como Hans Krebs, el hecho de que algo semejante a lo siguiente estaba ocurriendo:

ACIDO SUCCINICO
ACIDO FUMARICO
ACIDO OXALOACETICO } → ACIDO CITRICO

Así pues, los ácidos succínico, fumárico, oxaloacético y cítrico parecían ser todos los intermediarios en la oxidación de los carbohidratos. Sin embargo, el orden exacto de las reacciones no se sabía claramente todavía.

El problema de determinar la serie exacta de reacciones se complicó con el hecho de que muchas veces las sustancias eran químicamente interconvertibles. Por ejemplo, el ácido succínico se podía convertir en ácido fumárico y viceversa. Esta **reacción reversible** es catalizada por una enzima deshidrogenada succínica. Cuando se añade ácido succínico a músculos aislados se acumulan ácido fumárico y ácido cítrico. Cuando se añade ácido fumárico se acumulan ácido succínico y ácido cítrico. Por lo tanto, no hay ningún medio concluyente para distinguir entre dos hipótesis alternativas sobre la secuencia de reacciones:

Hipótesis I: Acido succínico → Acido fumárico → Acido cítrico.

Hipótesis II: Acido fumárico → Acido succínico → Acido cítrico.

Sin embargo, existe una técnica experimental que permite decidir entre estas alternativas. La enzima deshidrogenada succínica actúa solamente en las reacciones químicas en las que el ácido succínico se convierte en ácido fumárico y viceversa. Según la primera parte de este capítulo, la sustancia llamada ácido málico (Fig. 7-5) inhibe selectivamente la deshidrogenada succínica. Esto significa que cuando el ácido málico está presente en un sistema, solamente las moléculas de deshi-

drogenada succínica dejarán de funcionar. En base a las dos hipótesis anteriores será posible hacer una predicción.

Hipótesis I: *Si...* el orden correcto de reacciones es: Acido succínico → ácido fumárico → ácido cítrico,...

Predicción: *entonces...* la adición de ácido málico a ácido succínico no debe producir un aumento en la cantidad de ácido cítrico.

Hipótesis II: *Si...* el orden correcto de las reacciones es: ácido fumárico → ácido succínico → ácido cítrico,...

Predicción: *entonces...* la adición de ácido málico con ácido succínico *debe* producir un aumento en la cantidad de ácido cítrico.

Al llevar a cabo los experimentos se demuestra que el ácido cítrico no se acumula en el tejido muscular. Por lo tanto, estos resultados apoyan la predicción de la hipótesis I y contradicen la de la hipótesis II.

Los ejemplos anteriores ilustran dos tipos principales de técnicas utilizadas cuando se trabaja con una serie de reacciones bioquímicas. La primera técnica es la de adición de grandes cantidades de un intermediario que se sospecha esté presente en el sistema bioquímico, la medida de su velocidad de desaparición y la identificación de nuevas sustancias que entonces se comienzan a acumular. Esta fue la técnica aplicada por Szent-Gyorgyi.

La segunda técnica comprende la adición a un sistema biológico de alguna sustancia que se sabe que inhibe cierta enzima. La alteración en la velocidad con la cual se acumulan ciertos productos indicaría en qué punto actúa la enzima particular en la serie de reacciones. Por ejemplo, considérese esta serie:

Si la enzima 3 se pone fuera de acción con un inhibidor conocido, los productos intermedios B y C se acumulan mientras que el D desaparece (es convertido a E). Esto indica que C precede a D en la serie de reacciones. También que la enzima 3 cataliza la conversión de C a D. Se sabe que muchas sustancias, como el cianuro o el monóxido de carbono, bloquean la acción de ciertos citocromos. Empleando estos venenos ha sido posible averiguar el orden de reacciones en el transporte de electrones.

Hay, desde luego, muchas otras técnicas utilizadas frecuentemente en el análisis bioquímico. Una de estas técnicas incluye moléculas marcadas radioactivamente. Estas moléculas se introducen en los sistemas bioquímicos y se suspende la serie de reacciones en varias partes. La distribución de átomos radioactivos en los diversos productos intermedios da una idea de los caminos tomados en la serie de reacciones.

Estos ejemplos ilustran por qué los bioquímicos deben usar una variedad de métodos indirectos para estudiar procesos vivientes al nivel molecular. La utilización de métodos indirectos torna las conclusiones de los bioquímicos un poco difíciles de verificar: por ejemplo, no siempre se conocen inhibidores enzimáticos, específicos y apropiados. A pesar de esto, se han hecho muchos estudios en bioquímica en recientes años.

7-11 EL CICLO DE KREBS COMO CENTRO DE ACTIVIDAD METABOLICA

En la Sección 7-4 vimos que el ATP es la fuente principal de energía de las células. Todas las reacciones bioquímicas acuden al depósito de ATP cuando necesitan energía. En una forma similar, el ciclo de Krebs se puede considerar como el centro de actividad a través del cual circulan muchos materiales primarios de la célula. Hemos considerado la importancia del ciclo de Krebs en el metabolismo de carbohidratos. Veamos ahora su implicación en el metabolismo de proteínas y grasas.

Todos los ácidos grasos se sintetizan en la célula por la unión de un gran número de unidades de dos carbonos en forma de largas cadenas de hidrocarburos. Las unidades de dos carbonos implícitos en esta síntesis nos son familiares como el acetil coenzima A (acetil CoA). Las moléculas de acetil CoA se condensan para formar cadenas de cuatro carbonos. Este proceso sería así:

ACETIL CoA + ACETIL CoA ⇌ CADENA DE CUATRO CARBONOS + COENZIMA A

(DEVUELTA AL MEDIUM)

La adición de átomos de hidrógeno y de más acetil CoA produce largas cadenas de hidrocarburos característicos de los ácidos grasos.

En la síntesis de grasas, el acetil CoA se retira del medium y se une de una manera similar a la que se mostró anteriormente. De este modo, si se da una gran cantidad de carbohidratos a la célula, ésta aumentará el número de moléculas de acetil CoA. A este grado, la dirección de las reacciones es hacia la formación de mayor número de ácidos grasos. En esta forma, el exceso de carbonidratos se conservará como grasas. Si la cantidad de carbohidratos disminuye, habrá un correspondiente descenso en la cantidad de acetil CoA en la célula. Esto dirigirá el equilibrio hacia la ruptura de ácidos grasos y no hacia su formación, produciéddose así el acetil CoA. En esta forma, la síntesis y la degradación de grasas está conectada directamente con el eje central del metabolismo de carbohidratos en la célula.

La oxidación de grasas por medio de la degradación de los ácidos grasos para el acetil CoA da más energía por átomo de carbono que la degradación de glucosa. Puesto que los ácidos grasos son largas cadenas de carbonos con una gran cantidad de pares de hidrógenos adheridos, proveen una fuente rica en electrones para ser transferidos a través de la cadena respiratoria. Siendo así, las grasas representan una fuente de energía mayor que la glucosa. Como una unidad de seis carbonos, una molécula de glucosa completamente oxidada de 38 ATP. En cambio, debido

al mayor número de hidrógenos (y por lo tanto de electrones), ¡una unidad de seis carbonos de ácido graso da aproximadamente 51 ATP! Sin embargo, las grasas son menos asequibles a la célula que la glucosa. La glucosa forma pues una reserva de energía rápida, mientras que las grasas se utilizan solamente cuando el abastecimiento de glucosa es demasiado bajo.

El proceso de metabolismo proteico está también directamente relacionado con el ciclo del ácido cítrico. Muchos de los productos intermediarios del ciclo pueden convertirse directamente en aminoácidos específicos. Por ejemplo, el ácido α-cetoglutárico se combina con amonio y NAF que contiene dos electrones. Esto produce la glutamina del aminoácido. Esta reacción es reversible, de tal manera que la glutamina también puede convertirse en ácido α-cetoglutárico. De esta manera, los productos de la ruptura de las proteínas pueden entrar al ciclo de Krebs y producir energía para el trabajo celular. A su vez, la glutamina se puede convertir en otros aminoácidos.

Estos ejemplos de metabolismo de aminoácidos y de ácidos grasos muestran los intrincados caminos a través de los cuales se relacionan entre sí las reacciones bioquímicas en la célula. El ciclo de Krebs es el eje central o centro de actividad con el cual están, de una u otra manera, conectadas casi todas las otras reacciones celulares. El ciclo de Krebs constituye algo más que una simple serie de reacciones en la oxidación de la glucosa. Este forma la base misma de la mayoría de las actividades bioquímicas de la célula.

7-12 CONCLUSION

En este capítulo hemos visto cómo las células extraen energía a través de la oxidación de una molécula de combustible como la glucosa. El tipo de reacciones, en una serie de pasos y los métodos a través de los cuales se captura la energía, han sido de gran importancia en esta discusión. Se ha hecho énfasis en la forma en que se interrelacionan las reacciones metabólicas. Así el ATP producido por la respiración celular se utiliza en todos los tipos de reacciones bioquímicas en la célula. Además, el ciclo de Krebs se ve como un centro gigante, del metabolismo al cual están íntimamente conectados no sólo el metabolismo de los carbohidratos sino también el de las grasas y proteínas.

El estudio del metabolismo celular contribuye a hacer un mayor énfasis sobre las características intrincadas y maravillosamente adaptadas de los sistemas vivientes al nivel molecular. También indica algunos de los métodos que los bioquímicos emplean para determinar el orden de una serie de reacciones interconectadas. Hemos visto pues, algunas de las vías de acceso ofrecidas por la biología moderna para llegar a las actividades vivientes al nivel molecular.

EJERCICIOS

1. Explique por qué la ecuación:

   $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O \rightarrow 6CO_2 + 12H_2O$

   es una representación más exacta del proceso de respiración que la ecuación

   $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$.

   ¿Cuál es el papel del agua en el proceso de respiración aeróbica?

2. Dé varias razones en pro del hecho de que las reacciones que liberan energía en las células vivientes ocurren en una serie de pasos.

3. La Fig. 7-13 relaciona la cantidad de anhídrido carbónico producido por la fermentación de las levaduras con el tiempo. Responda las siguientes preguntas en base a la información contenida en esta gráfica.
   a) ¿Por qué la adición de fosfato inorgánico después de unos 75 minutos aumenta la cantidad de anhídrido carbónico producido? ¿Qué indica esto sobre el papel del fosfato en el proceso de respiración?
   b) Compare las *velocidades* de producción de anhídrido carbónico durante los primeros 75 minutos con la de los segundos 75 minutos. [La velocidad de respiración se determina dividiendo la cantidad total de reacción (en este caso medida por el número de ml de CO_2 producidos) por la duración de la reacción (75 minutos para cada período)]. ¿Son las *velocidades* las mismas o diferentes? ¿Se esperaría esto de acuerdo con el papel que pensamos que el fosfato juega en el proceso de respiración? ¿Por qué o por qué no?

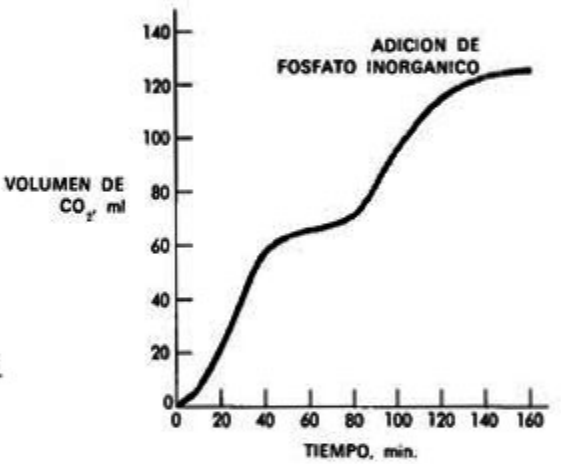


FIG. 7-13.

4. ¿Cuál es la función de las vitaminas B en la respiración celular?

5. ¿Cómo es posible que la respiración anaeróbica de la glucosa dé productos finales diferentes en la levadura y en los tejidos animales? ¿Cuáles deben ser las principales diferencias en los dos tipos de células?

6. Las tablas 7-1 y 7-2 muestran las cantidades de anhídrido carbónico producido y de oxígeno consumido durante la respiración de las semillas germinantes. Estos datos pueden ser tratados en dos formas para comparar los procesos de respiración de diferentes organismos: pueden colocarse en una gráfica (mil. de O_2 utilizados sobre eje horizontal y anhídrido carbónico producido en el vertical) y se compara el declive de las líneas o se puede determinar el *cuociente respiratorio* para cada tipo de organismo. Los cuocientes respiratorios se determinan dividiendo la cantidad de oxígeno consumido por la cantidad de anhídrido carbónico producido. Esto se puede hacer promediando las cantidades de cada gas y, utilizando este valor promedio para hacer los cálculos. En base de esta información responda las siguientes preguntas:
   a) ¿Cuáles son los cuocientes respiratorios para las semillas de trigo y las semillas de ricino?
   b) Trace los datos de cada tabla en una gráfica. ¿Cómo se comparan los declives de las dos líneas? ¿Cómo se relacionan los declives con el cuociente respiratorio?

TABLA 7-1

DATOS DE LAS SEMILLAS DE TRIGO EN GERMINACION

CO_2 PRODUCIDO, ml	O_2 CONSUMIDO, ml
9,2	9,6
14,8	17,1
15,6	14,9
16,6	13,8
17,0	17,4
20,1	19,9
21,6	21,2

TABLA 7-2

DATOS DE LAS SEMILLAS DE RICINO EN GERMINACION

CO_2 PRODUCIDO, ml	O_2 CONSUMIDO, ml
5,1	7,4
13,1	17,4
9,1	13,2
2,5	4,4
5,0	6,6
11,3	15,1
18,8	26,7

c) Una diferencia en el cuociente respiratorio indica que un organismo utiliza más oxígeno durante su respiración que el otro. Sabiendo que el oxígeno utilizado en este proceso se une con el hidrógeno del alimento, ¿puede Ud. explicar las *diferencias* entre los cuocientes respiratorios del trigo y el ricino?

d) ¿Qué información adicional necesitaría Ud. para verificar la respuesta que dio para (c)?

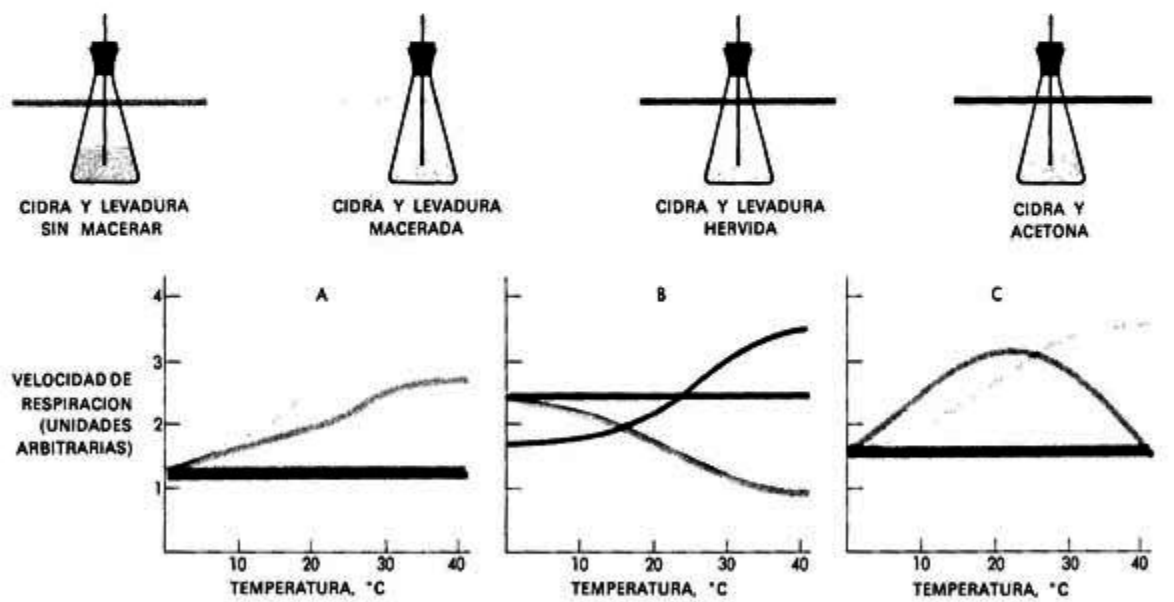


FIG. 7-14

7. Observe los experimentos descritos en la Fig. 7-14.
   a) ¿Cuál de las gráficas ilustra *mejor* las curvas de tiempo y temperatura de los cuatro recipientes?
   b) Explique por qué la línea para cada recipiente (en la gráfica que Ud escoja) debe tener la forma que tiene.
   c) Al nivel molecular, ¿por qué la velocidad de respiración en las células de levadura debe variar con la temperatura?

8. ¿Por qué se dice que los carbohidratos engordan?
9. ¿En qué sentido es el ciclo del ácido cítrico un eje metabólico central en la bioquímica de las células vivientes?
10. Explique por qué el cianuro, el ácido málico y los diversos narcóticos afectan la velocidad de respiración. Describa los sitios específicos de acción de cada uno de estos venenos.
11. La gráfica en la Fig. 7-15 muestra el efecto del monóxido de carbono en la respiración de las células de levadura.
    a) Ofrezca una hipótesis para explicar las diferencias en la velocidad de respiración de las células de levadura tratadas con monóxido de carbono.
    b) ¿Cuál parece ser el efecto de la luz sobre el efecto inhibitorio del CO?

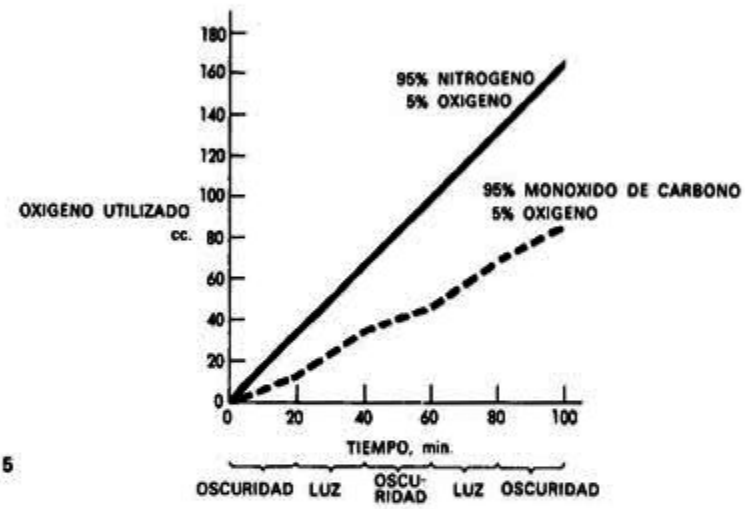


FIG. 7-15

12. ¿Qué sustancia tomaría Ud. como fuente de energía inmediata, glucosa o sacarosa? ¿Por qué? Averigüe los ingredientes carbohidratados de una determinada barra de chocolate. ¿Por qué se dice que las barras de chocolate son una fuente de energía inmediata?

LECTURAS SUGERIDAS

Recientemente se han hecho muchas publicaciones en relación con el metabolismo celular, ATP, transporte de electrones y problemas semejantes. A continuación hay una lista de algunos de los artículos y libros que podrían ser muy útiles para brindar tanto una preparación adicional como una información reciente en el mencionado campo.

BAKER, J. J. W. y G. E. ALLEN, *Matter, Energy and Life*, segunda edición (Reading, Mass.: Addison-Wesley, 1970). Una descripción detallada sobre el material básico discutido en este capítulo. Varios capítulos del libro tienen que ver con tópicos como estructura de la materia y formación de moléculas, curso y mecanismo de las reacciones químicas, ácidos y bases, composición química de la materia viviente, carbohidratos y lípidos, proteínas, enzimas y ácidos nucleicos. El libro no asume un conocimiento formal de química o física.

BALDWIN, E., *The Nature of Biochemistry* (Cambridge: Cambridge University Press, 1962). En este libro un gran número de capítulos se dedican a los principios del metabolismo de grasas y proteínas, respiración y transformación energética. Los capítulos son cortos y bien explicados.

BASERGA, R. y W. E. KISIELESKI, «Autobiographies of Cells.» *Scientific American*, agosto de 1963, p. 103. El artículo muestra cómo las técnicas utilizando moléculas marcadas con átomos radioactivos permiten trazar la historia de la vida de una célula. Un buen artículo en lo que se relaciona con las células y con los métodos utilizados para estudiarlas.

CHAMBERS, ROBERT W., y ALMA PAYNE, *From Cell to Test Tube* (New York: Charles Scribners, 1962). Un estudio muy bien escrito de algunos aspectos del metabolismo celular.

GERARD, R. W., *Unresting Cells* (New York: Harpers, 1949). Un libro muy bien escrito sobre problemas de nutrición, digestión y metabolismo de carbohidratos, grasas y proteínas. Este libro es muy informativo y fácil de leer.

GREEN, D. E., «The Mitochondrion.» *Scientific American*, enero de 1964, p. 63.

GREEN, D. E., «The Synthesis of Fat.» *Scientific American*, febrero de 1960, p. 46.

HAFFNER, R., y J. BAKER, *The Vital Wheel: Metabolism* (Columbus, Ohio: American Education Publications, 1963). Un tratado conciso sobre un gran número de tópicos en metabolismo intermedio. Los artículos en este libro son separatas de *Science and Math Weekly* y muestra en una forma muy lúcida los patrones básicos de intercambio de energía.

KAMEN, MARTIN, «A Universal Molecule of Living Matter». *Scientific American*, agosto de 1958, p. 77. Este artículo discute el anillo tetrapirrólico, que se encuentra en la arquitectura molecular básica de la clorofila, hemoglobina, varias enzimas y citocromos. Una buena revisión de la evolución molecular.

LEHNINGER, A. L., «Energy Transformation in the Cell.» *Scientific American*, mayo de 1960, p. 102. Un buen resumen de una discusión sobre las formas de extracción de energía a través de la ruptura de carbohidratos.

MIRSKY, A. E. y V. G. ALLFREY, «How Cells Make Molecules.» *Scientific American*, septiembre de 1961, p. 74. Un artículo excelente que trata del proceso de síntesis de proteínas a partir del templete del DNA.

SIEKEVITZ, P., «The Powerhouse of the Cell.» *Scientific American*, julio de 1957, p. 131.

STUMPF, PAUL K., «ATP». *Scientific American*, abril de 1953, p. 84. Un artículo corto que trata de la estructura química y el modo de acción del ATP. El artículo, también trata de las maneras en las cuales se genera ATP a través del ciclo de Krebs.

CAPITULO 8

FOTOSINTESIS

8-1 INTRODUCCION

Fotosíntesis—la fabricación por parte de la planta de compuestos ricos en energía, es uno de los procesos químicos más importantes del mundo. Las investigaciones experimentales sobre fotosíntesis se iniciaron hace unos 300 años, pero aún así, el problema no está todavía resuelto completamente. En el presente capítulo se estudiará todo lo relacionado con este problema, o sea, desde sus primeras etapas hastas su estado presente. De este modo se espera que se obtenga una visión clara sobre las interrogantes que involucra, así como, del desarrollo histórico de una idea científica de vital importancia.

8-2 ALGUNAS NOTAS PREPARATORIAS

Cuando se lee sobre las ideas que tenían algunos científicos naturalistas de tiempos pasados, uno se siente tentado a burlarse de su trabajo. Se pregunta uno cómo es posible que creyeran tales cosas. Es muy fácil, sin embargo, mirar desde el siglo xx hacia los períodos anteriores y poner de relieve los errores científicos o falsas hipótesis; rememorar se puede hacer con mayor exactitud que predecir. Hoy tenemos a nuestra disposición una gran cantidad de conocimientos comprobados que eran totalmente desconocidos por los científicos anteriores.

A principios del siglo xvii, cuando comenzó el estudio experimental de la fisiología vegetal, había muy poca evidencia para mostrar como ocurrían las reacciones químicas. Los hombres notaban que algunas sustancias entraban a las reacciones químicas y otras sustancias se producían en ellas. De estas observaciones,

se originó la **teoría de la transmutación.** Se creyó que la transmutación era un proceso a través del cual se podía cambiar una sustancia en otra. Por ejemplo, los primeros investigadores notaron que cuando el agua se evaporaba por ebullición en un recipiente, quedaba en el fondo de éste un pequeño residuo de cristales. Esto se explicó diciendo que el agua se había transmutado a «material térreo». Muchos de estos primeros investigadores fueron llamados alquemistas. Aunque, el término alquemista se utiliza frecuentemente para referirse al hombre que pensaba que podía cambiar metales básicos en oro, en realidad sólo un pequeño número de ellos se esforzó seriamente en intentarlo. El desarrollo inicial de la química se debe en gran parte a los alquemistas. A través de sus muchas investigaciones con una variedad de sustancias inorgánicas y orgánicas, los alquimistas reunieron un gran número de datos empíricos. Algunos de estos datos constituyeron la base para el desarrollo de las primeras teorías químicas, entre las cuales la teoría de la transmutación es una de las principales.

Para el siglo XVII, se sabía muy poco o nada acerca de la naturaleza de los gases o, como para entonces se les llamaba, «sustancias aeroformes». Muchos creían que se trataba de espíritus liberados cuando se calentaban ciertos sólidos, mientras que otros los consideraban como realmente vivos. Más aún, si se entendía muy poco sobre la naturaleza de los gases, se entendía mucho menos sobre lo que éstos significaban para los organismos vivos. Como se verá, esta falta de conocimiento jugó un papel importante en las primeras investigaciones sobre fotosíntesis.

La **«teoría del flogisto»** fue tan importante para los científicos del siglo XVII como la teoría atómica es para la química de hoy. La teoría del flogisto se originó para explicar muchos fenómenos, especialmente el de combustión de algunas sustancias. Se creyó que las llamas que brotaban hacia arriba y hacia fuera del objeto que se quemaba, representaban algo que se escapaba de él. Este algo desconocido fue llamado **«flogisto».** Hoy día se sabe que las sustancias que se queman se unen con el oxígeno. Si se pasan todos los productos del proceso de la combustión (incluyendo los compuestos gaseosos que se liberan), el peso es mayor después que antes de quemarse. El peso adicional se puede explicar por la cantidad de oxígeno usado en el proceso de la combustión. El científico del siglo XVII tuvo también en cuenta que una sustancia que se quemaba ganaba peso en lugar de perderlo. Se podría pensar que este hecho sería un problema serio para los que defendían la teoría del flogisto. Para aquellos primeros científicos, sin embargo, esto no era mayor problema. ¡Sencillamente se dio al flogisto un peso negativo! En otras palabras, debido a la pérdida del peso negativo del flogisto, una sustancia podía pesar más después que antes de quemarse.

La teoría flogística consideró un gran número de fenómenos observables. Por ejemplo, los primeros científicos notaron que cuando una vela ardía bajo una campana sellada se apagaba después de cierto tiempo. Esto, desde luego, se debe al hecho de que no hay más oxígeno en el aire contenido dentro de la campana. Los que sostenían la teoría del flogisto, sin embargo, decían que el aire estaba «flogisticado». Este aire flogisticado se dijo que estaba «fijo» y por tanto, era incapaz de favorecer la combustión. El aire que estaba presente dentro de la campana antes de que la vela ardiera era llamado «aire desflogisticado». La teoría del flogisto, por tanto, explicaba adecuadamente el fenómeno de combustión sin incurrir

en ninguna contradicción que pudiera ir en contra de ella. En cuanto a este hecho particular, es decir, la combustión de una vela, la teoría del flogisto es tan buena como la teoría moderna que involucra el oxígeno.

La creencia en la transmutación, la ausencia de conceptos sobre la naturaleza y significado de los gases, y la aceptación de la teoría del flogisto, demarcaron la estructura mental a través de la cual los primeros fitofisiólogos enfocaron las investigaciones sobre fotosíntesis.

8-3 EL PROBLEMA

El problema de la nutrición en las plantas puede parecer sencillo. ¿Cómo crece una planta? ¿De dónde obtiene materiales para construir material vegetal adicional? Parece fácil entender cómo pueden crecer los animales. Se observa que ellos devoran alimentos y se supone, que luego lo utilizan para construir más material animal. Las plantas, sin embargo, con raras excepciones no se alimentan de esta manera.

Uno de los primeros en estudiar este problema fue Jan Baptista Van Helmont (1577-1644). A pesar de que la mayor parte de sus estudios fueron de naturaleza química, Van Helmont llevó a cabo un experimento muy significativo con un árbol de sauce. En este experimento, él intentó descubrir la fuente de los materiales nutritivos para los vegetales. He aquí sus propias palabras:

Tomé una macetera, en la cual coloqué 90,7 kilos de tierra que había sido secada en un horno, la humedecí con agua de lluvia, y sembré en ella el tronco o tallo de un árbol de sauce que pesaba 2,30 kilos. Finalmente, después de 5 años de cuidados, el árbol había crecido y pesaba 76,74 kilos. Cuando era necesario, siempre humedecía la tierra de la macetera con agua de lluvia o agua destilada; la macetera era grande y estaba implantada en la tierra. Para que el polvo en los alrededores no se entremezclara con la tierra, cubrí los bordes de la macetera con una placa de hierro cubierta con plomo y con muchos huecos. No computé el peso de las hojas que cayeron durante cuatro otoños. Al final, sequé de nuevo la tierra que había en la macetera y se encontraron los mismos 90,7 kilos, faltando unos 56,7 gramos. Por lo tanto, 74,5 kilos de madera, corteza y raíces se formaron solamente de agua. *

Los experimentos de Van Helmont se muestran en la Fig. 8-1. A él le pareció que la materia vegetal, representada por la ganancia en peso, había venido solamente del agua, puesto que no había habido una pérdida de peso apreciable en la tierra. En la última frase Van Helmont establece su conclusión. Asume que el agua ha sido transmutada en madera, que él considera como un material «térreo».

Para Van Helmont esta conclusión parecía lógica e inevitable. Estaba en perfecto acuerdo con las predicciones de la hipótesis de la transmutación, ampliamente aceptada en esos días. Por consiguiente, teniendo en cuenta el tiempo en el cual se llevó a cabo este experimento, las conclusiones de Van Helmont son comprensibles y razonables. El experimento en sí fue un buen experimento. (En aquel

* Todos los párrafos citados en este capítulo se hicieron con permiso de L. K. Nash, «Plants and the Atmosphere», en *Harvard Case Histories in Experimental Science*, Vol. II (Cambridge: Harvard University Press, 1957), pp. 325-436.

tiempo no se consideraba esencial el uso de un control). ¿Qué sucedía con los gases que rodeaban a la planta en la atmósfera? Van Helmont no los consideró capaces de formar parte del material vegetal. A pesar de que Van Helmont, no tomó en cuenta esta variable tan importante, debe dársele crédito por haber iniciado una investigación que estimuló a otros a extenderse mucho más allá.

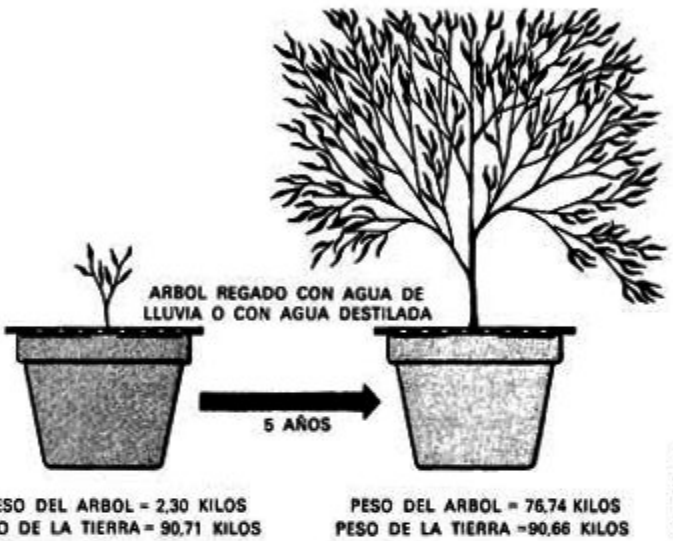


FIG. 8-1. El experimento de Van Helmont. El concluyó que la ganancia en peso mostrada por la planta se debía totalmente al agua utilizada para su riego durante 5 años.

8-4 OTRO HECHO SE SUMA

En la última parte del siglo XVII, el desarrollo del microscopio y su uso en ciencias naturales llevó al descubrimiento de que las hojas de las plantas tienen muchas aberturas **(estomas)** en sus superficies (observe la placa a colores II). Uno de los primeros microscopistas (Nehemiah Grew) reportó lo siguiente sobre estas estructuras:

Así como en las pieles de los animales, especialmente en algunas partes, existen ciertos poros, u orificios, ya sea para la recepción, o para la eliminación de algo en beneficio del cuerpo; asimismo las pieles de muchas plantas por lo menos, están formadas de varios orificios o pasajes, ya sea para la mejor avoleoción (evaporación) *de savia sobrante, o para la admisión de aire.*

Otros microscopistas consideraron las hojas de las plantas como órganos digestivos y los poros funcionales como salidas para productos de desecho de la digestión. Pero el autor de la cita anterior aludió a una posible función muy sorprendente para estas aberturas. *¿Será que ellas permiten el intercambio de sustancias entre la planta y la altmósfera?*

El sacerdote inglés Stephen Hales (1677-1761) se interesó en todo el problema del flujo de materiales a través de las plantas. Aparentemente él fue uno de los primeros en notar (aunque indirectamente) que tal vez el agua no es la única re-

lacionada con la nutrición de las plantas. El escribió: *De acuerdo con el siguiente experimento hay cierta razón para sospechar que las hojas y los tallos de las plantas absorben aire elástico... Coloqué una planta de menta bien arraigada en una cisterna de vidrio llena de tierra, y entonces eché dentro tanta agua como pudo contener; sobre la cisterna de vidrio coloqué un vaso invertido zz, aa* (Fig. 8-2), *el agua fue elevada por medio de un sifón hasta aa. Al mismo tiempo coloqué también, de la misma manera, otro vaso invertido zz, aa de igual tamaño que el anterior, pero sin ninguna planta dentro de él.*

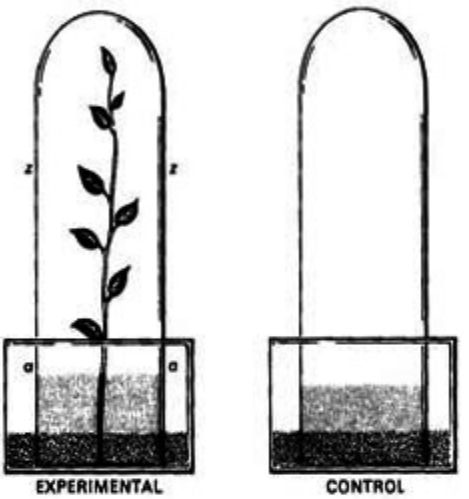


FIG. 8-2. El experimento de Stephen Hales. El concluyó que las plantas toman algo del aire. También demostró que las plantas cambiaban la composición del aire, sin embargo, no estuvo seguro sobre qué clase de cambio era el que se producía.

A continuación Hales escribió:

La capacidad de estos recipientes por encima del nivel de agua aa fue igual a 803,6 cms. cúbicos. Al cabo de un mes la menta había producido varios tallos delgados y débiles y emergieron muchos pelos radicales en las uniones que estaban por encima del agua, ocasionados posiblemente por la gran humedad del aire, en el cual permanecía la planta; la mitad de las hojas del tallo viejo estaban ahora muertas; pero las hojas y el tallo de los retoños jóvenes continuaron verdes la mayor parte del invierno siguiente: el agua en los dos vasos invertidos subió y bajó de nivel como si fuera afectada por un peso diferente de la atmósfera o por la dilatación y contracción del aire por encima de aa (esto es, el nivel de agua se elevaba o descendía de acuerdo con la presión barométrica externa y de acuerdo con la temperatura que prevalecía en el aire encerrado en el sistema. Puesto que estas fluctuaciones de corto término ocurrían en ambos sistemas, es bastante seguro que no se debían a la presencia de la planta que estaba creciendo). *Pero el agua en el vaso en el cual se encontraba la menta* (finalmente) *subió tanto por encima de aa y por encima de la superficie del agua en el otro vaso que una séptima parte del aire debió haber sido reducido a un estado fijo, ya sea por imbibición en la sustancia de la planta, o por los vapores que eran producidos por la planta* (puesto que la disminución del volumen ocurrió en un largo período solamente en el sistema que contenía la planta, se podría pensar razonablemente que fue un efecto producido por la presencia de la planta). *Esto fue realizado principalmente durante los dos o tres meses de verano, ya que después no se absorbía más aire. Al principio del mes de abril, en la siguiente primavera, saqué la vieja menta y puse una planta fresca en su lugar para ver si absorbía algo más de aire, pero se marchitó en 4 o 5 días. Sin embargo,*

una planta fresca colocada en el otro vaso, cuyo aire también había estado confinado por nueve meses, vivió cerca de un mes, casi tanto como otra planta en aire que había sido confinado recientemente.

El experimento de Hales es significativo por varias razones, una de ellas es que él, muy sabiamente, empleó un control, el recipiente vacío. Si hubiera usado solamente el sistema en el cual crecía la planta de menta, le hubiera sido muy difícil decidir que fluctuaciones del nivel de agua se debían a un aumento de la presión barométrica y cuáles se debían a cambios producidos por la planta. En el experimento de Hales, desde luego, cualquier cambio que ocurriera en *ambos* sistemas no era obviamente, el resultado de la planta sino de alguna fuerza externa (en este caso, presión atmosférica). Así pues, el uso de un control, ayudó a Hales a definir claramente qué efectos tenía la planta sobre la atmósfera en el recipiente.

Otro factor de gran importancia se observa también en el experimento de Hales. Al colocar plantas frescas de menta en el vaso del cual se había sacado la planta original, Hales notó que la nueva planta «se secaba en 4 o 5 días». Esto lo llevó a una conclusión muy importante. La idea de que la primera planta había provocado algún *cambio* en el aire. A partir de este experimento, Hales fue capaz de derivar conclusiones muy valiosas:

1) Las plantas interaccionan con la atmósfera. Como resultado, hubo un volumen menor de gas en el recipiente de Hales después de la reacción que antes de ella.
2) De cierto modo las plantas afectan las condiciones de la atmósfera con la cual se ponen en contacto. La composición original de la atmósfera en el recipiente cambió ligeramente.

Para Hales fue fácil interpretar los resultados de su experimento. El pensó sobre dos posibles razones por las cuales el nivel del agua podría haber subido en los recipientes. Primero, podría ser porque las hojas absorben gases. Segundo, podría haber sido porque la planta exhaló una sustancia la cual, al combinarse con partículas presentes en el aire, causó una disminución en el volumen. (Por ejemplo, cuando se mezclan volúmenes iguales de agua y alcohol, el volumen total es menor que la suma de ambos). Hales se inclinó hacia esta última explicación, a pesar de que no entendió cómo podría ocurrir. A través del trabajo de Hales, se estableció la interacción entre las plantas y la atmósfera (algo que Van Helmont había pasado por alto). Sin embargo, la naturaleza exacta de esta interacción, permaneció oscura.

8-5 LOS QUIMICOS ENTRAN EN ESCENA

Antoine Laurent Lavoisier (1743-1794) fue un brillante químico francés. Fue el responsable de la demolición final de la teoría del flogisto. Había leído detalladamente los trabajos de Van Helmont, Hales y otros que trabajaron en el problema de la nutrición de las plantas. Al hacer esto, recopiló muchos de los trabajos que se habían realizado en el pasado y los unificó en una hipótesis simple:

Aquí, desde luego, existen dos fuentes de las cuales pueden, las plantas que crecen sólo en agua, obtener los materiales (térreos) *que se encuentran en ellas al hacer un análisis: primero, del*

agua misma y de las pequeñas cantiades de material térreo extraño que deben haber estado presentes (en solución) *en todos los casos; segundo, del aire y los distintos tipos de sustancias que se encuentran en él.*

Lavoisier no estaba realmente interesado en los procesos fisiológicos que ocurren dentro de una planta. Como químico que era, estaba mucho más interesado en las sustancias que usaba la planta: agua, tierra y gases. Sin embargo, sí hizo énfasis en el problema al establecer: las plantas obtienen el material para su crecimiento *ya sea* del agua y de pequeñas cantidades de tierra (recuerde que la tierra de Van Helmont *perdió* 56,7 gramos en peso) *o* del aire que rodea la planta.

El químico inglés Joseph Priestley (1733-1804) también se interesó en la investigación de los gases que se relacionaban con la vida de la planta. A través de experimentos Priestley descubrió que una vela permanecía encendida en un espacio cerrado (por ejemplo, una campana invertida) solamente por un cierto período de tiempo, notó también que un ratón se sofocaba rápidamente cuando se colocaba en una situación similar. El reconoció, por lo tanto, que de alguna manera los animales y las velas prendidas «dañaban» el aire, tornándolo incapaz de mantener la vida. En relación con esta observación, Priestley escribió:

... y una vez que cualquier cantidad de aire se ha convertido en nociva debido a los animales que respiran en él, por tanto tiempo como es posible, yo no conozco ningún método que haya sido descubierto para transformarlo de nuevo en aire respirable. Es evidente, sin embargo, que debe haber algún medio natural para realizar este propósito, así como para convertir el aire en algo apropiado de mantener una llama: porque sin él la masa completa de la atmósfera podría, con el tiempo, llegar a ser inadecuada para los propósitos de la vida animal; y realmente no hay razón para pensar que en el presente, la atmósfera es menos apta para la respiración de lo que siempre ha sido...

La cantidad de aire que necesita una llama por pequeña que sea es prodigiosa. En general, se dice que una vela ordinaria consume por decirlo así, más o menos 1 galón por minuto. Considerando el fantástico consumo de aire, debido a tantos incendios, volcanes, etc., se convierte en el gran objeto de un estudio filosófico, decidir que cambio se realiza en la constitución del aire por medio de la llama y descubrir qué medios hay en la naturaleza para remediar el daño que recibe la atmósfera por este medio.

La afirmación de Priestley «... debe haber algún medio en la naturaleza para realizar este propósito» (esto es, para restaurar aire que se ha «vuelto nocivo» por la acción de los animales y las llamas) demuestra que se está dando cuenta de la necesidad de un balance en la naturaleza en cuanto se relaciona con la atmósfera. Para él, parecía evidente que la vida no podría existir si no hubiera alguna función restauradora, porque podía observar cómo la llama de una vela por pequeña que fuese, contribuía en forma definitiva a dañar la atmósfera que la rodeaba. Priestley en realidad estaba tocando muy de cerca la médula del problema. Sin embargo, cuando escribió la cita anterior, no cayó en la cuenta de como se realizaba el balance que él entrevió como una necesidad.

Un día, realmente por accidente, Priestley descubrió algo más. En sus propias palabras:

Fue muy halagüeño para mí, el dar accidentalmente, con un método de restauración del aire

que había sido dañado por las llamas de las velas y que yo había descubierto por lo menos uno de los medios restauradores que la naturaleza emplea para este propósito; la vegetación.

En realidad un descubrimiento importante. Priestley continúa:

Yo no pretendo haber descubierto en qué forma opera este proceso en la naturaleza para producir efectos tan definitivos, pero un sinnúmero de hechos declaran en favor de esta hipótesis. Presentaré mi explicación de ellos, exponiendo algunas de las observaciones que yo hice en plantas que crecían en aire confinado y que me llevaron a este descubrimiento.

FIG. 8-3. El experimento de Priestley. De sus resultados él concluye que las plantas «invierten el efecto de la respiración.»

Priestley continúa diciendo que en el pasado él había formulado la hipótesis de que tanto las plantas como los animales afectan la atmósfera de la misma manera. Para comprobar esta hipótesis, él realizó un experimento similar al que hizo Hales; esto es, puso un retoño de menta en un recipiente de vidrio que invirtió en un recipiente con agua. Pero la sorprendió ver que continuaba creciendo por varios meses, porque este resultado contradecía su hipótesis. También encontró que el aire que rodeaba esta planta permitía que una vela permaneciera encendida y que un ratón se mantuviera vivo. Estos resultados hicieron que Priestley llevara a cabo otro experimento (Fig. 8-3). En las palabras de Priestley:

En efecto, el 17 de agosto de 1771 puse un tallo de menta, en cierta cantidad de aire, en el cual se había consumido una vela de cera y observé que el 27 del mismo mes, otra vela podía arder perfectamente bien dentro de él. Repetí este experimento sin ninguna variación, no menos de 8 o 10 veces en lo que quedaba del verano. Muchas veces dividí en dos partes la cantidad de aire en el cual había quemado la vela, y colocando la planta en una parte, dejé la otra como control bajo la misma exposición, contenida, también, en un recipiente de vidrio sumergido en agua, pero sin la planta; nunca dejé de obtener el mismo resultado: una vela podía arder en la primera pero no en la segunda. Observé que 5 o 6 días eran generalmente suficientes para restaurar este aire, cuando la planta estaba en su pleno vigor; mientras que yo he conservado

esta clase de aire en vasos de vidrio por meses, sin poder percibir que se haya llevado a cabo la más mínima alteración en él...

Hasta este punto, el trabajo de Priestley con plantas estaba relacionado con aire que se había «viciado», o tornado inadecuado para animales vivientes por el efecto de una vela encendida. Luego, él continuó con aire que había sido expuesto por largos períodos de tiempo a plantas y animales en descomposición en un vaso sellado con agua. Estos materiales también viciaban el aire. El observó que casi invariablemente sucedía lo mismo, o sea que, la introducción de plantas vivientes purificaba el aire.

Priestley llegó así, a la conclusión de que las plantas «invierten el efecto de la respiración». El concluyó que los animales afectan la atmósfera añadiendo algo a ella, mientras que las plantas sustraen algo de ella cuando purifican la atmósfera. Sus hallazgos no fueron aceptados por otros investigadores. Esfuerzos hechos para repetir sus experimentos con la menta fallaron a menudo, y Priestley no pudo explicar por qué. Sin embargo, sus primeros experimentos habían dejado una base firme sobre la cual se podían apoyar otros. Sus experimentos, a pesar de que el mismo los puso en duda más tarde, suministraron evidencia clara a otros investigadores de que las plantas *tienen realmente* un efecto purificador sobre el aire.

8-6 INGENHOUSZ VISLUMBRA LA LUZ

Los trabajos de Priestley fueron leídos cuidadosamente por un médico holandés, Jan Ingenhousz (1730-1799). Ingenhousz llevó a cabo sus propias investigaciones a un ritmo rápido. Introduciendo variaciones en los experimentos de Priestley, Ingenhousz hizo varios descubrimientos importantes. El escribió así:

He encontrado que las plantas tienen, además, una facultad muy sorprendente de elaborar (esto es, cambiar) *el aire que ellas contienen, e indudablemente que absorben continuamente de la atmósfera común, en aire desflogisticado real y bueno;...*

Hasta aquí, Ingenhousz estuvo solamente confirmando el descubrimiento de Priestley de que las plantas, de alguna manera, restauran el aire. Ingenhousz miraba las plantas como si constantemente estuvieran absorbiendo gases de la atmósfera y cambiándolos en aire desflogisticado. (Recuerde que se creía que una vela encendida o un animal que respiraba liberaban flogisto en el aire y por lo tanto lo hacían inadecuado para respirar). Entonces, de acuerdo con la teoría flogística, las plantas eliminaban el flogisto del aire, haciendo éste último, por tanto, apto para mantener de nuevo una vela encendida o un animal vivo. Ingenhousz concluyó:

... que ellas (esto es, las plantas) *liberan continuamente... una lluvia de este aire depurado* (es decir, purificado), *que, se difunde a través... de la atmósfera... lo hace más apto para la vida humana; que esta operación* (esto es, la purificación del aire) *no se lleva a cabo constantemente, sino que comienza solamente después de que el sol ha... hecho su aparición en el horizonte, y por su influencia ha preparado las plantas para principiar de nuevo su operación benéfica... sobre la creación animal, que fue suspendida durante la obscuridad de la noche;... que esta operación de las plantas disminuye hacia la terminación del día, y cesa completamente al ocultarse el sol...*

Aquí, estuvo realmente su mayor descubrimiento. Por primera vez se había visto que la luz era necesaria para los procesos fotosintéticos. Pero Ingenhousz hizo todavía otra contribución:

... que este oficio no se realiza en toda la planta, sino solamente en las hojas y los tallos verdes que las sostienen...

Un segundo gran descubrimiento: Ingenhousz notó que solamente las porciones verdes de las plantas podían llevar a cabo este proceso fotosintético. Por lo tanto, la base, estaba dada para descubrimientos posteriores como el de la importancia que tiene el pigmento verde, la clorofila para los procesos fotosintéticos. El decía como sigue a continuación:

... que todas las plantas durante la noche contaminan el aire que las rodea, y aun durante el día en lugares sombreados;... que todas las flores convierten en altamente nocivo el aire que las rodea, lo mismo durante el día que durante la noche; que las raíces cuando se les remueve de la tierra hacen lo mismo, exceptuando, sin embargo, muy pocas;... pero que, en general, las raíces tienen siempre la misma cualidad destructiva, aunque principalmente en la oscuridad,...

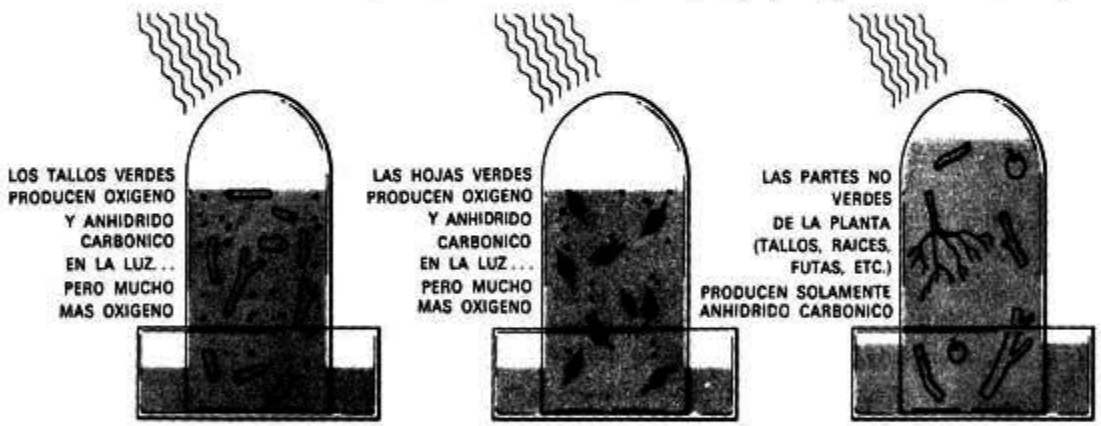


FIG. 8-4. Estos experimentos muestran los hallazgos de Ingenhousz sobre la necesidad de la materia verde para que las plantas elaboren «material vegetal». Notó también que tanto las plantas verdes como las no verdes respiran (esto es, producen CO_2). Finalmente, y lo más importante, Ingenhousz descubrió que aun las partes verdes de la planta necesitan luz para producir oxígeno.

Aquí Ingenhousz descubrió una variable que Priestley había pasado por alto. Observó que no toda la planta contribuye a restaurar la atmósfera. Algunas porciones de la planta actúan solamente como velas encendidas o animales, esto es, producen anhídrido carbónico y utilizan oxígeno. Hoy se sabe, desde luego, que todos los organismos vivientes llevan a cabo procesos de respiración, y que las plantas no son una excepción. Sin embargo, las plantas, por virtud de su actividad fotosintética, dan más oxígeno al aire que el que ellas toman a través de sus procesos respiratorios.

Por lo tanto, Ingenhousz, a través de unos pocos experimentos sencillos, hizo avanzar en tres pasos gigantescos el estudio de la fotosíntesis. Primero, mostró que la luz era necesaria para que ocurriera el proceso. Segundo, demostró que en

realidad solamente las partes verdes de las plantas, llevan a cabo la fotosíntesis. Tercero, demostró que todas las partes vivientes de las plantas respiran. La Fig. 8-4 muestra las representaciones de todos los experimentos y resultados de Ingenhousz.

Ingenhousz no entendió *por qué* la luz era importante. Tampoco reconoció el significado del color verde. Su interpretación de estos resultados experimentales es interesante. Ingenhousz, entrevió dos posibilidades que podían explicar la producción de aire puro por parte de las plantas. Primero, el aire puro o deflogisticado salía de la planta, que había tomado flogisto de la atmósfera. La Fig. 8-5 ilustra lo que Ingenhousz debió haberse imaginado que ocurría.

FIG. 8-5. Una de las dos hipótesis propuestas por Ingenhousz para explicar la fotosíntesis.

Segundo, Ingenhousz sugirió que las plantas completamente sumergidas en agua producían aire desflogisticado por razón de una fuerza vital, la cual, bajo la influencia de la luz transmutaba agua u otras sustancias en materiales vegetales. El escribió:

Debo inclinarme a creer que aquel poder maravilloso de la naturaleza, de cambiar una sustancia en otra y de promover perpetuamente aquella transmutación de sustancias, que nosotros podemos observar en todas partes, se lleva a cabo en esta materia vegetal verde en una manera más amplia y conspicua... el agua misma, o alguna sustancia en el agua, (se)*... cambiaría en esta vegetación, y sufriría por la influencia del sol que brilla sobre ella... una metamorfosis tal que se convertiría en lo que nosotros llamamos ahora aire desflogisticado.*

Esta explicación parece muy similar a la hipótesis de Van Helmont de la transmutación de agua en material vegetal. Sin embargo, ésta fue la hipótesis final para el trabajo de Ingenhousz. Su valor fue mucho menor que el de los experimentos que Ingenhousz llevó a cabo. Se dejó para investigadores posteriores la verdadera interpretación de los resultados de estos experimentos.

8-7 UN NUEVO PROBLEMA PARA RESOLVER

En la última parte del siglo XVIII, independientemente del trabajo en fisiología de las plantas, se abandonó poco a poco la teoría del flogisto. Se aisló el elemento oxígeno y se describieron muchas de sus propiedades físicas y químicas. A la luz de estos avances, se creyó que los pasos en el proceso fotosintético eran como se muestran en la Fig. 8-6. Nótese que no se hizo ninguna distinción entre el producto final real de la fotosíntesis (carbohidrato) y los otros materiales de crecimiento vegetal como las proteínas.

FIG. 8-6.

El proceso se escribe hoy en una forma simplificada así:

$$\text{ANHIDRIDO CARBONICO} + \text{AGUA} \longrightarrow \text{GLUCOSA} + \text{OXIGENO} \quad \text{(inestable)}$$
$$CO_2 + H_2O \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + O_2$$

Puesto que solamente se libera oxígeno como un producto de deshecho de esta reacción, el problema estriba en descubrir qué partes de las moléculas de agua y anhídrido carbónico se utilizan en la elaboración del nuevo material vegetal. Hay tres posibilidades:

1) El anhídrido carbónico (CO_2) se une con el agua (H_2O) para formar glucosa ($C_6H_{12}O_6$), el oxígeno del anhídrido carbónico es liberado hacia la atmósfera.
2) El hidrógeno del H_2O se une con el CO_2, el oxígeno del H_2O se libera hacia la atmósfera.
3) Ocurren ambas reacciones, tanto la descrita en el punto uno como la del punto dos, el oxígeno se libera tanto del anhídrido carbónico como del agua.

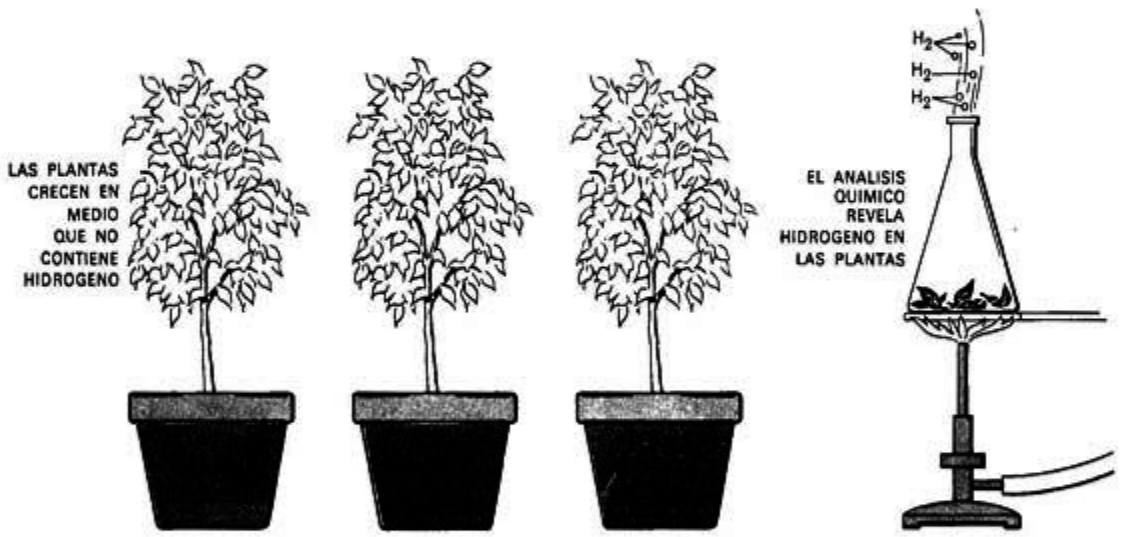


FIG. 8-7. El experimento de Berthollet, confirma su hipótesis de que el oxigeno que se produce en la fotosíntesis proviene de las moléculas de agua.

Estas tres alternativas sirven realmente para poner de relieve la pregunta más importante: *¿De dónde proviene el oxígeno que se libera en las plantas*, del agua, del anhídrido carbónico o de ambos? La respuesta a esta pregunta nos dirá indirectamente de dónde viene el material vegetal, *porque cualquier cosa que quede después de que se elimine el oxígeno debe ir a formar glucosa.*

Dos investigadores se propusieron investigar hipótesis antagónicas. El científico francés M. Berthollet (1748-1822) decidió que el oxígeno liberado provenía de las moléculas de agua. El aducía que si las plantas crecían en un medio libre de hidrógeno y se regaban solamente con agua, cualquier hidrógeno que se encontrara en los tejidos debería provenir del agua. El hecho de separar el hidrógeno del

agua dejaría libre el oxígeno que pasaría a la atmósfera. Podemos expresar su razonamiento en una forma deductiva así:

Hipótesis: *Si...* el oxígeno liberado en el aire no proviene de las moléculas de agua,...

Predicción: *entonces...* las plantas que crecen en un medio libre de hidrógeno no deben contener hidrógeno en sus tejidos.

Nótese que este razonamiento puede ponerse a la inversa—esto es, *si* el oxígeno que liberan las plantas hacia el aire viene de las moléculas de agua, *entonces* las plantas que crecen en un medio libre de hidrógeno deben contener hidrógeno en sus tejidos.

Berthollet llevó a cabo un experimento para comprobar su hipótesis, haciendo crecer plantas en un medio que no contenía hidrógeno. Luego analizó químicamente el material vegetal para determinar la presencia del hidrógeno. Como se indica en la Fig. 8-7 *se encontró* hidrógeno en los tejidos. Berthollet observó que el hidrógeno podía venir solamente del agua, puesto que el anhídrido carbónico no contenía hidrógeno. Berthollet razonó entonces diciendo que, la planta tomaba el hidrógeno liberando el oxígeno de la molécula de agua, el cual iba al aire. Por lo tanto, decía él, *el oxígeno liberado por las plantas viene de la molécula de agua.*

FIG. 8-8. El primer experimento de Senebier.

Otro francés, Jean Senebier (1742-1809) se opuso a la conclusión de Berthollet. Senebier escribió:

... (hipótesis) *si la descomposición del agua fuera la única causa del aire puro producido por las plantas expuestas al sol bajo el agua,* (predicción: entonces) *es claro que la irradiación de plantas colocadas en agua destilada y en agua de pozo hervida deberían producir aire puro lo mismo que cuando se use agua carbonatada. Esto no ocurre casi nunca* (contradicción a la predicción) *como yo he demostrado en mis experimentos* (Fig. 8-8), *puesto que las hojas no han producido aire puro cuando se exponen al sol en agua hervida, pero estas mismas hojas producen aire puro cuando, al día siguiente se colocan en agua que contiene aire fijado. Además, la cantidad de aire puro producido por plantas irradiadas debajo del agua es bastante*

proporcional a la cantidad de aire fijado contenido en el agua, lo que hace pensar que la producción de aire puro no se llevó a cabo en las hojas primariamente a través de la descomposición de aire fijado (esto es, anhídrido carbónico) *disuelto en el agua en la que ellas están colocadas.*

El razonamiento de Senebier es el siguiente:

Hipótesis: *Si...* el oxígeno viene de la molécula de agua (como cree Berthollet)...

Predicción: *entonces...* las hojas deben producir oxígeno cuando se sumergen en agua.

Sin embargo, los datos de Senebier contienen una contradicción; cuando las hojas se sumergen en agua, éstas producen oxígeno *solamente cuando hay anhídrido carbónico presente.* Esto indica a Senebier que el *oxígeno liberado proviene de la molécula del anhídrido carbónico.*

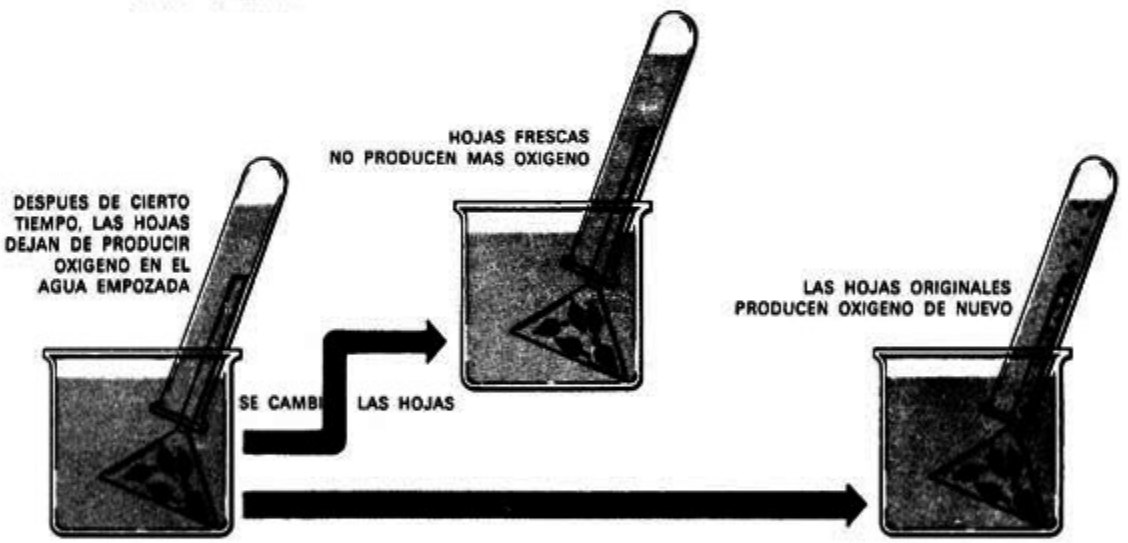


FIG. 8-9. Segundo experimento de Senebier.

Senebier eliminó una posible variable con un segundo experimento (Fig. 8-9). Después de que las hojas utilizadas en el primer experimento habían suspendido la liberación de oxígeno, él las reemplazó por hojas frescas. Las hojas frescas, sin embargo, no producían oxígeno. Esto demostró que era realmente la falta de anhídrido carbónico en lugar del «cansancio» de las hojas lo que causaba la suspención en la producción de oxígeno. Cuando se ponía agua fresca que contenía anhídrido carbónico, nueva liberación de oxígeno comenzaba. Esto aparentemente apoyaba la hipótesis de Senebier de que las moléculas de anhídrido carbónico eran la fuente del oxígeno liberado.

Los datos experimentales de Senebier también parecen mostrar que la cantidad de oxígeno producido por hojas sumergidas está relacionada directamente con la cantidad de aire fijado (esto es, aire cargado de anhídrido carbónico) disponible

para esas hojas. En otras palabras cuanto más aire fijado se pusiera en contacto con ellas, más oxígeno se liberaba. *

¿Quién tenía la razón sobre el origen del oxígeno liberado durante la fotosíntesis, Berthollet o Senebier? Otro investigador, Nicholas Teodore de Saussure (1767-1845) entró en la discusión. Como experimentador, de Saussure se preocupó mucho por medidas cuantitativas, y es aquí en donde está realmente su importancia. El no se contentaba solamente con saber qué pasaba; quería además descubrir *en qué medida* sucedía. En un experimento realizado con plantas que crecían a la luz del sol, cuyos datos se ven en la tabla 8-1, de Saussure demostró que Senebier estaba equivocado al asumir una correlación positiva entre la cantidad de oxígeno producida por la planta y la cantidad de anhídrido carbónico a la cual era expuesta. El observó que la conclusión de Senebier se aplicaba solamente con alcance limitado, y que un exceso de anhídrido carbónico podía llegar hasta matar la planta.

TABLA 8-1. LOS HALLAZGOS DE SAUSSURE

COMPOSICION DE GASES EN LA ATMOSFERA	GANANCIA EN PESO	OBSERVACIONES
ATMOSFERA NORMAL	425 mg.	
100 % CO_2	0	MUEREN CASI INMEDIATAMENTE
75 %	0	MUEREN CASI INMEDIATAMENTE
66 %	0	MUEREN CASI INMEDIATAMENTE
50 %	—	CRECEN 7 DIAS, DESPUES CESAN DE CRECER
25 %	265 mg.	CRECEN 10 DIAS, SOLO LIGERAMENTE
12,5 %	371 mg.	
8,5 %	583 mg.	SE DESARROLLAN MEJOR QUE EN LA ATMOSFERA

Haciendo crecer plantas en recipientes cerrados y comparándolas con plantas que crecen al aire libre, de Saussure fue capaz de demostrar que las plantas que crecían en atmósferas cerradas no podían incrementar considerablemente su contenido de carbono. El observó que el carbono que se encontraba en las plantas venía del anhídrido carbónico. De Saussure concluyó, entonces, que el proceso de fotosíntesis resultaba de la ruptura del anhídrido carbónico, la liberación del oxígeno y la unión del carbono con el agua para producir compuestos vegetales **(fijación del carbono).** Por tanto, de Saussure apoyó la hipótesis de Senebier que el oxígeno liberado durante la fotosíntesis venía de las moléculas de anhídrido carbónico. Esta conclusión también parecía razonable de acuerdo con nuestro conocimiento sobre la fórmula molecular de los carbohidratos, la cual muestra que el hidrógeno y el oxígeno están generalmente en la misma proporción tanto en los carbohidratos como en las moléculas de agua. Glucosa ($C_6H_{12}O_6$) por ejemplo, tiene seis átomos de carbono y seis moléculas de agua.

* Mientras realizaba estos experimentos, Senebier hizo un descubrimiento interesante. Notó que cuando se sumergían en agua pedazos macerados de hojas y se irradiaba luz sobre ellos, liberaban oxígeno en la misma forma que las hojas completas (Fig. 8-10). Estos resultados le indicaron que el proceso fotosintético no se llevaba a cabo por la hoja como un órgano. Hoy se conoce que la fotosíntesis se lleva a cabo dentro de los cloroplastos que se encuentran en las células de las plantas verdes.

A pesar de coincidir y estar de acuerdo en ciertas áreas, ninguno de los tres —Berthollet, Senebier, de Saussure— supo nunca qué hipótesis era la correcta, en relación con el origen del oxígeno producido por las plantas verdes durante la fotosíntesis. El problema no se resolvió hasta el siglo siguiente.

8-8 LA SOLUCION DEL PROBLEMA

Las pistas que conducen a la solución de un problema en un área de investigación biológica se ofrecen a menudo por investigaciones en otra área ligeramente diferente. Esto sucedió con el caso de la fotosíntesis en las plantas. El microbiólogo holandés C. B. Van Niel había estado estudiando fotosíntesis en bacterias sulfurosas purpúreas. Estas bacterias lo mismo que las células que contienen clorofila en las plantas verdes, usan la energía de la luz para sintetizar materiales carbohidratados. Sin embargo, las bacterias sulfurosas purpúreas usan sulfuro de hidrógeno (H_2S) en lugar de agua. Este hecho sugiere una deducción que podría determinar el origen del oxígeno producido por las plantas verdes durante la fotosíntesis.

Hipótesis: *Si...* el oxígeno liberado por las plantas durante la fotosíntesis proviene de la molécula de anhídrido carbónico...

Predicción: *entonces...* las bacterias sulfurosas purpúreas liberarían oxígeno como resultado de su actividad fotosintética.

Por otra parte,

Hipótesis: *Si...* el oxígeno liberado por las plantas durante la fotosíntesis viene de la molécula de agua,...

Predicción: *entonces...* las bacterias sulfurosas purpúreas liberarían azufre como resultado de su actividad fotosintética.

De sus observaciones, Van Niel sabía ya la respuesta. Las bacterias sulfurosas purpúreas fotosintetizadoras liberaban azufre y no oxígeno como producto de desecho. El proceso se puede resumir así:

$$CO_2 + 2H_2S \rightarrow (CH_2O)_n + H_2O + 2S.$$

Van Niel propuso que la luz descompone el sulfuro de hidrógeno en hidrógeno y azufre. Los átomos de hidrógeno se utilizan entonces para reducir el anhídrido carbónico hasta un carbohidrato. Fue un paso fácil sugerir que el mismo proceso ocurría en las plantas verdes, con excepción de que era el *agua*, en lugar del sulfuro de hidrógeno, la que se descomponía con la luz. Los átomos de hidrógeno así liberados podían utilizarse para reducir el anhídrido carbónico, mientras que el oxígeno era liberado. Van Niel propuso entonces la hipótesis, de que, *el oxígeno producido por las plantas verdes durante la fotosíntesis provenía de las moléculas de agua*, y no de las de anhídrido carbónico.

Aquí hay una premisa básica, desde luego. Se asume que, con excepción de los materiales básicos envueltos en el proceso no hay diferencia entre los procesos fotosintéticos llevados a cabo por bacterias sulfurosas purpúreas y los llevados a

cabo por plantas verdes. Las bacterias sulfurosas purpúreas son organismos bastantes primitivos; la mayoría de las plantas verdes no lo son. Por lo tanto, en términos evolutivos, sería poco probable que los procesos de fabricación de alimentos sean similares en ambas formas.

Por otra parte, la conversión de energía de la luz en energía química es un trabajo realmente difícil de realizar en un sistema viviente, y de este modo es aún menos posible (aunque bajo ningún punto imposible) que haya evolucionado más de un método para la conversión de energía lumínica en energía química. Esta consideración dio fuerza a la extrapolación de Van Niel de los procesos fotosintéticos de la bacteria sulfurosa purpúrea, a los mismos procesos en plantas verdes. La premisa básica, sin embargo, está presente todavía, con todas las dudas que la acompañan, e impiden que sean conclusivas las observaciones de Van Niel en las bacterias sulfurosas purpúreas en relación con el origen del oxígeno producido en las plantas verdes fotosintetizadoras.

A menudo ocurre que el experimento crucial que resolverá el problema entre dos hipótesis en conflicto no llega a efectuarse sino hasta cuando avanzan los instrumentos experimentales o las técnicas apropiadas. Asimismo sucedió en este caso. La introducción de experimentos con marcadores por George Hevesy (1885-) en 1923 abrió muchos nuevos caminos experimentales en Biología. Hevesy usó isótopos radioactivos de plomo para trazar las vías a través de las cuales se movían los materiales de un lado a otro en las plantas.

En 1941, un grupo de científicos de la Universidad de California llevó a cabo el experimento crucial que determinó el origen del oxígeno liberado en la fotosíntesis. Ellos expusieron el alga verde *Chlorella* a un agua que había sido marcada con oxígeno 18. Este isótopo puede descubrirse por una técnica conocida como **espectrometría de masa** (ver el glosario). El razonamiento del experimento fue el siguiente:

Hipótesis: *Si*... el oxígeno liberado en la fotosíntesis en plantas verdes proviene de las moléculas de agua,...

Predicción: *entonces*... el oxígeno liberado por el alga *Chlorella* en el experimento debe ser oxígeno 18.

Por otra parte,

Hipótesis: *Si*... el oxígeno liberado en la fotosíntesis en las plantas verdes proviene de la molécula de anhídrido carbónico,...

Predicción: *entonces*... el oxígeno liberado por las algas *Chlorellas* en el experimento debe ser oxígeno 16, el isótopo regular del oxígeno.

Los resultados fueron definitivos y concluyentes: oxígeno 18 fue el que apareció en el oxígeno liberado; ninguno apareció en el carbohidrato producido.

Un experimento «remachador» parecía obvio, y se llevó a cabo. En vez de marcar el agua se marcó el anhídrido carbónico con oxígeno 18. En este caso, se predijo, que nada del oxígeno 18 introducido debería descubrirse como oxígeno liberado. Los datos experimentales demostraron que esta predicción era correcta.

Según esto, tanto Berthollet como Van Niel estaban en lo cierto; el oxígeno liberado en fotosíntesis *venía* de las moléculas de agua. La figura moderna de la

fotosíntesis, sin embargo, muestra que el experimento de Berthollet fue muy deficiente, y sus correctas adivinanzas se debieron en gran parte a suerte.

Es interesante volver a examinar los experimentos de Senebier—que parecían tan definitivos para establecer que las moléculas de anhídrido carbónico eran la fuente del oxígeno liberado por la planta durante la fotosíntesis y ver en dónde se había equivocado en su razonamiento. Un experimento realizado a principios de este siglo por el inglés F. F. Blackman, fitofisiólogo, sugirió la respuesta. Blackman midió el desprendimiento de oxígeno de la planta acuática *Anacharis densa* mientras la exponía a varias intensidades de luz. El encontró que el desprendimiento de oxígeno (y por lo tanto la actividad fotosintética) variaban en proporción directa con la intensidad de la luz *solamente dentro de un alcance limitado*. Por encima de este alcance, un aumento en la intensidad de la luz no resultaba en un aumento en el desprendimiento de oxígeno. Blackman concluyó que la luz era responsable solamente de una fase del proceso fotosintético (las reacciones luminosas) y que debería haber una segunda fase (las reacciones de oscuridad) las cuales eran independientes de la luz. Como veremos más tarde, investigaciones posteriores confirmaron esta hipótesis.

Sin embargo, Blackman encontró además, que cuando la intensidad de la luz bajaba a cero, el desprendimiento de oxígeno disminuía y se suspendía. Senebier había obtenido el mismo resultado cuando se reducía a cero la concentración de anhídrido carbónico en el agua. Senebier, por tanto, concluyó que el oxígeno desprendido se originaba de moléculas de anhídrido carbónico. ¡Pero el mismo razonamiento, aplicado a los experimentos de Blackman, hubiera llevado a la conclusión de que el oxígeno que salía de las plantas de *Anacharis densa* provenían de la luz!

En realidad, ambos experimentos mostraron que la fotosíntesis tiene ciertos *factores limitantes* de los cuales depende. Por ejemplo, no importa la cantidad de agua y luz presentes, la fotosíntesis no prosigue sin anhídrido carbónico; por esto, el anhídrido carbónico es un factor limitante de la fotosíntesis. De la misma manera, sin importar las cantidades de agua y de anhídrido carbónico presentes, la fotosíntesis no prosigue sin la luz; de aquí, que la luz sea también un factor limitante de la fotosíntesis. El agua y la temperatura son los otros dos factores limitantes. De una manera similar, la falta de bujías impide la fabricación de automóviles, no importa que haya un exceso de las partes restantes.

8-9 FOTOSINTESIS: LA VISION MODERNA

Los experimentos que demostraron que las moléculas del agua eran la fuente del oxígeno producido durante la fotosíntesis se llevaron a cabo hace cerca de un cuarto de siglo. Además, al demostrar el origen de este oxígeno, el experimento demostró también que los átomos utilizados para construir las moléculas ricas en energía producidas durante la fotosíntesis eran carbono y oxígeno provenientes de las moléculas de anhídrido carbónico de la atmósfera y del hidrógeno de las moléculas de agua. *

* Sería muy interesante lanzar una mirada retrospectiva hacia los sencillos experimentos de Van Helmont con el árbol de sauce e interpretar sus resultados a la luz de nuestros conocimientos actuales.

Sin embargo, una cosa es saber de dónde viene la materia que se produce en la fotosíntesis y otra enteramente diferente es saber cómo se produce. En los últimos 25 años, el uso de muchos instrumentos y términos modernos nos ha permitido aprender más acerca del proceso de fotosíntesis que lo que se aprendió en los 300 años anteriores.

Sigamos una idea sugerida por otro de los experimentos de Senebier. El encontró que los pedazos macerados de hojas, cuando se colocaban en agua y se irradiaba luz sobre ellas eran capaces de liberar oxígeno en el aire tan bien como lo hacían las hojas enteras (Fig. 8-10). ¿Qué significado tenía este descubrimiento? Demuestra que la hoja no es un órgano fotosintético en el sentido en que el estómago es un órgano de la digestión. Si la hoja fuera un órgano fotosintético, entonces, al cortarla en pedazos se impediría la actividad fotosintética. Obviamente, es necesario mirar dentro de la hoja, tal vez dentro de las células, para encontrar el centro de la actividad fotosintética.

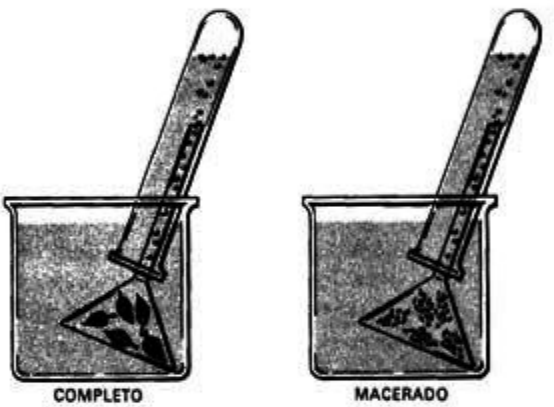


FIG. 8-10. Otro de los experimentos de Senebier, mostrando que el oxígeno es liberado por hojas maceradas lo mismo que por hojas enteras.

El principio del experimento de Senebier se amplió un poco más en 1954, cuando se encontró que el proceso fotosintético completo podía realizarse en cloroplastos aislados. Esto demuestra, que para gran parte de la actividad fotosintética, ni siquiera la célula completa es necesaria.

El problema puede enfocarse desde una dirección distinta. Recuérdese que Jan Ingenhousz hizo dos descubrimientos importantes. Primero, notó que una coloración verde debía estar presente dentro de la planta, si la planta debía llevar a cabo procesos fotosintéticos. Este pigmento verde es un compuesto complejo, **clorofila,** que presenta bastante semejanza química con las enzimas citocrómicas, (Fig. 7-11) y con la hemoglobina. Las mayores diferencias con la clorofila son que ésta tiene un átomo de magnesio (en lugar de hierro como en la hemoglobina), y un grupo lateral de átomos llamado grupo fitol. En realidad hay numerosas variaciones conocidas en las moléculas de clorofila. La clorofila *a* se encuentra en todas las plantas verdes y en todas las algas. La clorofila *b* se encuentra en las plantas y algas verdes, junto con la clorofila *a*. Otros tipos de clorofila se encuentran en ciertas algas y en aquellas bacterias que son fotosintéticas. La relación entre clorofila y cloroplasto se muestra en la Fig. 8-11. Los cloroplastos son cuerpos altamente estructurados, cada uno de los cuales está formado por columnas llama-

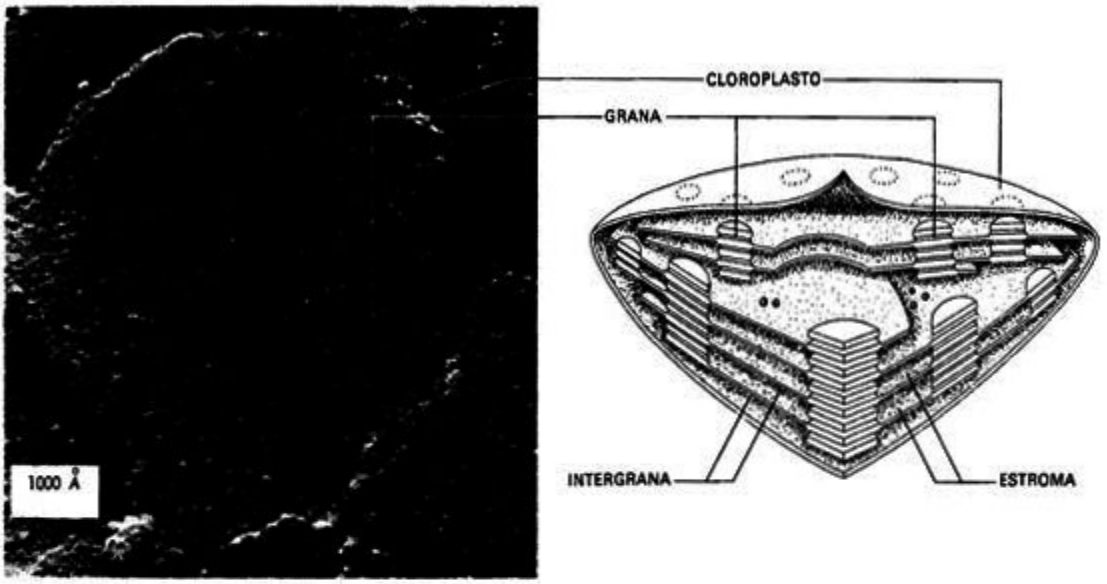


FIG. 8-11. (Foto cortesía de Lawrence Radiation Laboratory, Berkeley, Calif.)

das **grana.** Cada grano es una pila de **cuantosomas,** organizados en forma semejante a pilas de obleas (o monedas). Las moléculas de clorofila están organizadas en los cuantosomas.

El segundo gran descubrimiento de Ingenhousz fue que la fotosíntesis no podía ocurrir sin luz. Hoy se sabe que la luz es la fuente de energía para el proceso.

La luz es una forma de energía radiante. Los físicos han propuesto dos modelos para explicar el comportamiento de la luz en ciertas situaciones. El primer modelo es la **teoría de la onda** de luz. Este modelo supone la luz en la forma de ondas que viajan, de manera similar a las ondas en la superficie del agua. Como en el agua, las **longitudes de onda** de la luz pueden variar de un tipo de onda a otro. La Fig. 8-12 muestra cómo se miden las longitudes de onda. *Cuanto más largas sean las longitudes de onda menor cantidad de energía llevarán. Cuanto más cortas sean las longitudes de onda, mayor será la cantidad de energía transmitida.*

FIG. 8-12. La energía de la luz viaja en forma de ondas; las ondas más largas llevan menor cantidad de energía que las ondas más cortas.

El ojo humano percibe las diferentes longitudes de onda de luz como colores diferentes. En un extremo del espectro visible está la luz roja, que tiene una longitud de onda larga. En el otro extremo está la luz violeta que tiene una longitud de onda corta. La luz violeta, por lo tanto, lleva más energía que la luz roja.

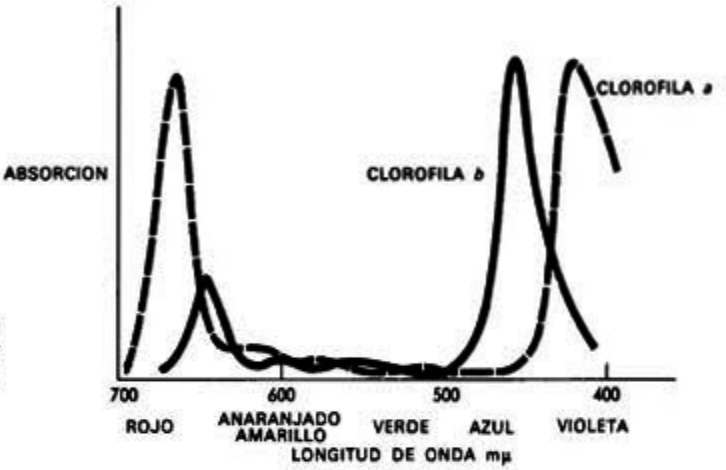


FIG. 8-13 El espectro de absorción de las clorofilas *a* y *b*. (De *Biology* por John W. Kimball, Addison-Wesley.)

Hay otras longitudes de onda de la luz a las cuales no responde el ojo humano, puesto que están más allá de los límites del espectro visible. Por ejemplo, la luz ultravioleta tiene una longitud de onda más corta que la de la violeta, y el ojo humano no la percibe. Las ondas de luz infrarojas, que son más largas que las de la luz roja (y de este modo llevan menos energía) son también invisibles para el hombre. El ojo humano es pues selectivo en cuanto reacciona a ciertas longitudes de ondas luminosas mientras que otras longitudes de onda pasan sin ser percibidas.

Lo mismo que el ojo, el pigmento verde de las plantas, la clorofila, es selectiva en cuanto a la longitud de onda de la luz que absorbe. La gráfica de la Fig. 8-13 muestra que la clorofila absorbe la mayor parte de la luz azul y la luz violeta y también algo de la roja. La clorofila permite que otros colores pasen a través de ella o sean reflejados. El hecho de que la planta sea verde muestra que la clorofila rechaza las longitudes de onda que causan este color y las refleja hacia el ojo. La clorofila permite que un color como el amarillo pase a través de ella sin absorberse. Se puede asumir, entonces, que la planta no usa, en una cantidad apreciable, como fuente de energía para la fotosíntesis, las longitudes de onda de luz que producen el verde o el amarillo.

Además de la clorofila hay otros tipos de pigmentos en las plantas. Las algas azul verdosas, pardas, rojas, doradas y verdes, por ejemplo, deben sus nombres a sus propios pigmentos particulares, la mayoría de los cuales son, probablemente, secundarios a los procesos fotosintéticos. Sin embargo, en las plantas verdes, los pigmentos llamados **carotenoides** se encuentran íntimamente asociados con las moléculas de clorofila. Los carotenoides generalmente varían en color desde el amarillo hasta el rojo. El rojo de un tomate y el anaranjado de una zanahoria son producidos pos sus pgimentos carotenoideos. Los colores brillantes de otoño se deben a una disminución de la cantidad de clorofila en la hoja, que hace visibles los pigmentos carotenoideos previamente, ocultos.

En 1881, se usaron para un experimento ingenioso, un alga verde filamentosa, *(Cladophora)* y algunas bacterias aeróbicas móviles. Siendo aeróbicas, las bacterias se mueven desde regiones de baja concentración de oxígeno a regiones de alta concentración de oxígeno. Este hecho sugirió al fisiólogo alemán T. W. Engelmann una manera de determinar qué longitudes de onda de la luz eran usadas en la fotosíntesis. El logró que un pequeño espectro brillara en un filamento de *Cladophora* sumergida en un medio que contenía las bacterias. Los resultados de Engelmann se muestran en la Fig. 8-14 (a). De experimentos como éste es de donde se puede obtener un **espectro de acción** para la fotosíntesis; el espectro de acción para el experimento de Engelmann se muestra en la Fig. 8-14 (b). Una comparación de la parte (a) de esta figura con la parte (b) muestra que las bacterias se congregan sobre todo alrededor de aquellas regiones del filamento iluminadas por la porción roja y azul del espectro. Se puede concluir que estas regiones liberan la mayor parte del oxígeno; por lo tanto, ellas deben llevar a cabo la mayor parte de la actividad fotosintética.

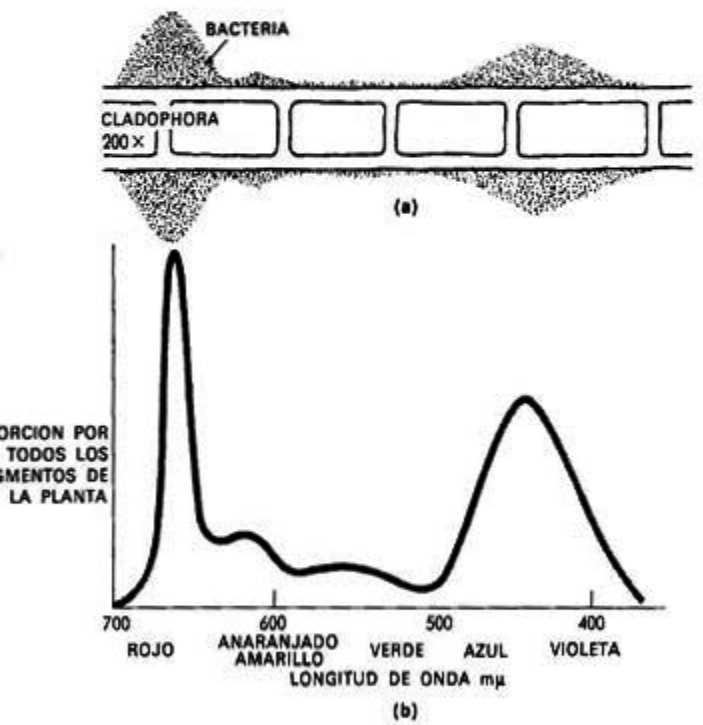


FIG. 8-14. (De *Biology*, por John W. Kimball, Addison-Wesley.)

La superposición de la Fig. 8-14 (b) en la Fig. 8-13 descubre una observación más interesante sobre el tema de la fotosíntesis. La gráfica resultante de las tres curvas (Fig. 8-15) indica que el espectro de acción de la fotosíntesis se aproxima bastante al espectro de absorción de las clorofilas *a* y *b*. Por lo tanto, puede lanzarse la hipótesis de que la energía absorbida por estas clorofilas se usa para dar energía a la actividad fotosintética. El hecho de que los espectros de acción y absorción no sean idénticos sugiere que los carotenoides también pueden absorber alguna energía de la luz y contribuir a los procesos fotosintéticos.

La teoría de las ondas no explica el comportamiento de la luz bajo todas las condiciones. La **teoría del quantum** sostiene que la luz está compuesta de partículas diminutas llamadas **quantos** o **fotones.** Estas partículas son liberadas por cualquier objeto que emite luz y viajan por el espacio hasta que encuentran e interaccionan con un objeto material. El conocimiento de las teorías de la onda y el quantum en relación con la luz, es esencial para los biólogos interesados en fotosíntesis, porque mientras que la absorción de la luz por la clorofila puede explicarse en términos de la teoría de la onda, la teoría del quantum debe emplearse para explicar lo que pasa después de que se absorbe la luz. En otras palabras, la luz parece viajar como una onda, pero interacciona con la materia (como la clorofila) como si fuera una partícula.

No se conoce exactamente por qué la clorofila absorbe solamente ciertas longitudes de onda de la luz. Parecería como si estas longitudes de onda brindaran exactamente la cantidad correcta de energía para iniciar los procesos fotosintéticos. Probablemente alguien haya viajado en un automóvil que produce un cierto ruido a una cierta velocidad. Por debajo o por encima de esta velocidad crítica, el ruido desaparece. Aparentemente se necesita exactamente cierta cantidad de energía, ni más ni menos, para causar el ruido.

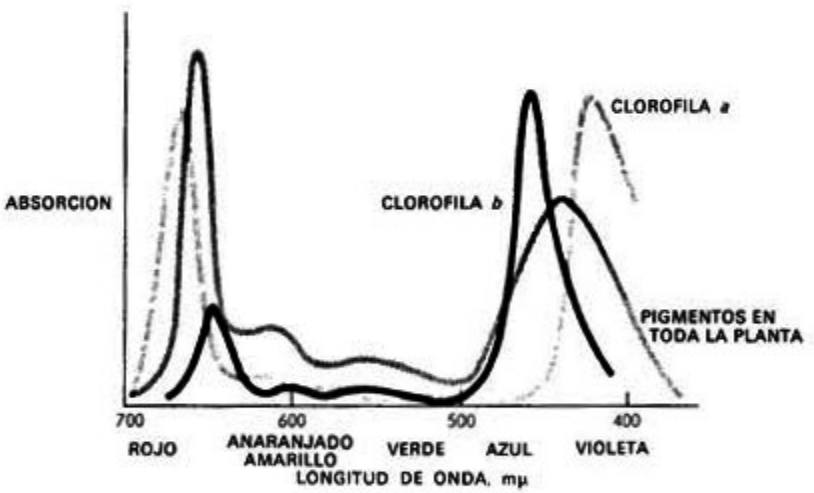


FIG. 8-15

8-10 LAS REACCIONES DE OSCURIDAD

La fotosíntesis, lo mismo que la respiración, es un proceso que comprende varios pasos. Y lo mismo que la investigación moderna en la respiración, la investigación moderna en fotosíntesis envuelve el uso de técnicas experimentales las cuales, a pesar de ser simples en principio, a menudo encierran años de trabajo intenso y difícil. Mucho de este trabajo ha sido hecho por Melvin Calvin y sus asociados en la Universidad de California.

En resumen, las técnicas experimentales utilizadas incluyeron el crecimiento del agua verde *Chlorella* en un medio que contiene anhídrido carbónico marcado con C^{14} radioactivo. Se observó que el carbón radioactivo iba a formar parte de

las moléculas de glucosa unos 30 segundos después de que se iniciaba la fotosíntesis. Para descubrir como ocurría esto fue necesario averiguar qué compuestos intervenían en los pasos intermedios de las reacciones de oscuridad, aquellos pasos entre los materiales primarios, anhídrido carbónico y agua, y el producto final, glucosa. Para obtener este propósito, las reacciones se suspendieron a varios intervalos de tiempo dentro de los 30 segundos. Después de cinco segundos por ejemplo, el carbono radioactivo se encontraba en un compuesto intermedio, el ácido fosfoglicérico (PGA), y pocos segundos más tarde en fosfogliceraldehido (PGAL). Los compuestos que contenían los isótopos radioactivos se separaron e identificaron por cromatografía y análisis químico. Los isótopos radioactivos fueron identificados exponiéndolos a placas fotográficas de rayos X, sobre las cuales literalmente ellos «tomaron sus propias fotografías». Esta última técnica se conoce como autorradiografía.

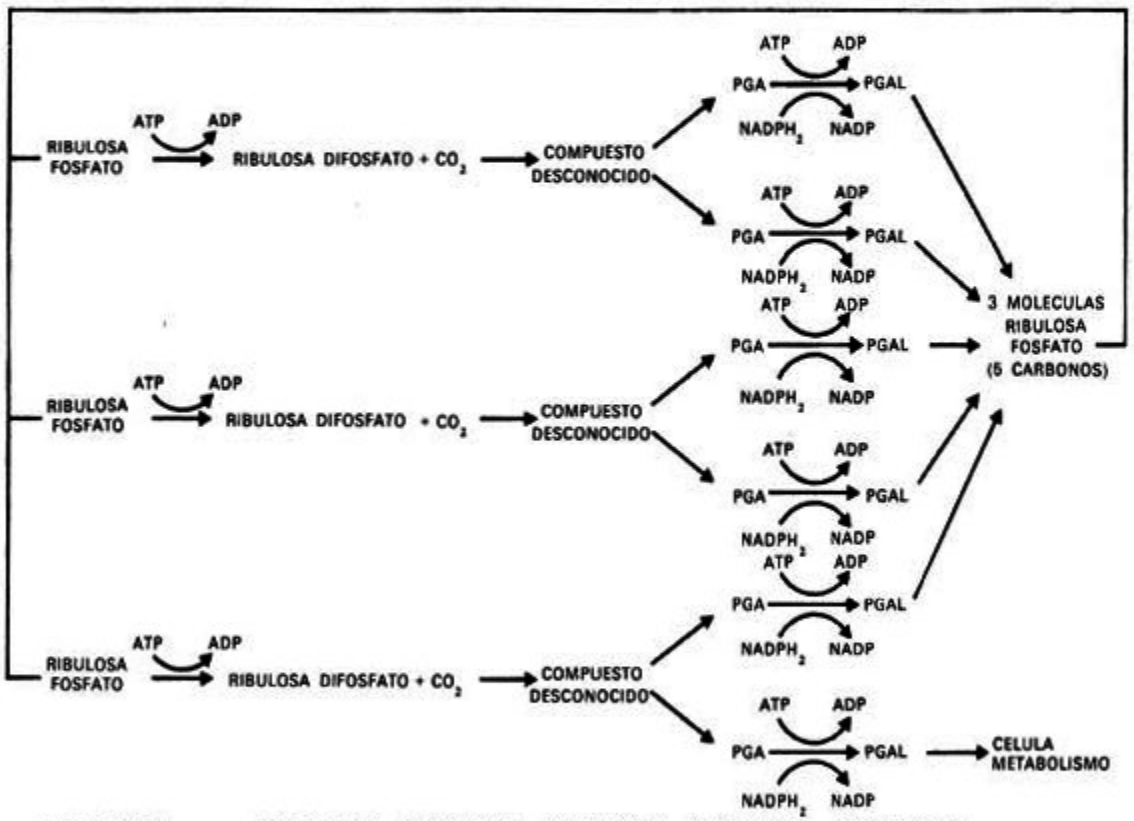


FIG. 8-16. Representación diagramática de las reacciones de obscuridad de la fotosíntesis. (De *Biology* por John W. Kimball, Addison-Wesley.)

La Fig. 8-16 muestra lo que se sabe sobre las vías del carbono en las reacciones de obscuridad. Aunque no es realmente necesario un estudio detallado de esta serie de reacciones, hay ciertas observaciones dignas de hacerse notar. Primero, las reacciones de obscuridad involucran un ciclo parcial. La ribulosa fosfato entra a las reacciones de obscuridad para ser activado por el ATP y formar la ribulosa

difosfato. La ribulosa difosfato reacciona entonces con el anhídrido carbónico para formar una molécula de azúcar de seis carbonos, que a su vez se rompe para formar dos moléculas de PGA (un compuesto de tres carbonos). El siguiente paso es esencialmente el inverso de lo que ocurre en la respiración (ver la Sección 7-8). El PGA se reduce con nicotinomida adenina dinucleótido en su forma reducida ($NADPH_2$) para formar la molécula de tres carbonos PGAL. Se forman seis moléculas de PGAL de las cuales cinco se usan para formar de nuevo las tres moléculas de ribulosa fosfato que entraron al principio. Se comienza, entonces, el ciclo de nuevo.

Sin embargo, este no es un ciclo completamente cerrado. Una de las seis moléculas de PGAL representa una ganancia. Se puede decir en relación con las moléculas de APGL que intervienen que «muchas son las llamadas pero muy pocas las escogidas». Las «escogidas», una de las seis, representa la ganancia neta de fotosíntesis. Estas moléculas de PGAL permanecen en las vías cruzadas. Pueden entrar a las mitocondrias de una célula vegetal y ser oxidadas en la respiración celular. O pueden usarse como un material básico para elaborar fructosa y glucosa. La fructosa y la glucosa, a su vez, pueden usarse para construir disacáridos como la sacarosa y los polisacáridos complejos como el almidón y la celulosa.

Las reacciones de obscuridad* de la fotosíntesis no son propiedad exclusiva de las plantas verdes. El mismo proceso se ha mostrado también en ciertas células animales. Sin embargo, puesto que estas células deben oxidar glucosa para obtener el ATP y el $NADPH_2$ necesario, las células animales necesitan gastar más energía llevando a cabo estos procesos que la que ellas obtienen de él. Las células de las plantas verdes no necesitan oxidar glucosa para obtener estos compuestos ricos en energía. Entonces, ¿de dónde obtienen esa energía? De las reacciones luminosas.

8-11 LAS REACCIONES LUMINOSAS

El trabajo de Van Niel con las bacterias sulfurosas purpúreas contribuyó a algo más que a poner de relieve simplemente que las moléculas de agua eran la fuente de oxígeno liberado durante la fotosíntesis. Notando que estos organismos podían liberar azufre a partir de la molécula de sulfuro de hidrógeno, solamente en la presencia de luz, Van Niel propuso que en la actividad fotosintética de estas bacterias, la ruptura de la molécula de sulfuro de hidrógeno era realmente efectuada por la luz. Para él, era por tanto lógico, que la ruptura de la molécula de agua en la fotosíntesis de las plantas verdes, podía llevarse a cabo también por la luz. El pensó que la energía de la luz causaba la ruptura de la molécula de agua en hidrógeno, oxígeno, liberándose este último. Los átomos de hidrógeno podían usarse entonces para reducir el anhídrido carbónico a compuestos ricos en energía durante las reacciones de obscuridad.

Sin embargo, Van Niel, decía algo que no era completamente correcto. Como acabamos de ver, el agente reductor para el anhídrido carbónico es $NADPH_2$ y no átomos de hidrógeno. En 1951 se descubrió que cuando los cloroplastos se

* *N. del T.:* El término reacciones de oscuridad no indica que la oscuridad es necesaria para que ellas se lleven a cabo, pues pueden realizarse también en presencia de la luz. Lo que sí indica es que la luz no es indispensable como en el caso de las reacciones luminosas.

exponían a la luz podían reducir NAD a $NADPH_2$. Esto indicó que esencialmente Van Niel estaba en lo cierto, sin embargo, no se había dado cuenta del paso intermedio (de NAD a $NADPH_2$, entre los átomos libres de hidrógeno y la reducción del anhídrido carbónico. Sin embargo aún no sabemos como pueden los cloroplastos reducir NAD a $NADPH_2$, entre los átomos de hidrógeno liberados a través de la ruptura de las moléculas de agua.

Si se maceran en acetona algunas hojas verdes frescas, estas hojas se matan y puede extraerse la clorofila de los cloroplastos. Si se dirige un rayo de luz blanca sobre la solución, la clorofila fluoresce, produciendo una luz roja. Sin embargo, si los mismos cloroplastos de las hojas se exponen al mismo rayo de luz blanca cuando están intactos, *no aparece ninguna fluorescencia.*

¿Cómo se pueden explicar estas dos observaciones? Se sabe que hay sustancias que producen luz cuando los electrones dentro de sus átomos o moléculas caen desde niveles más altos a niveles más bajos en energía. Los electrones saltan a estos niveles más altos en energía absorbiendo la energía a la cual se exponen los átomos o moléculas. La emisión de luz desde el filamento de un bombillo, por ejemplo, se debe a la caída de electrones desde niveles de energía más altos hasta los cuales fueron empujados por la absorción de la energía eléctrica que les llega.

De acuerdo con esto, podemos suponer que la clorofila aislada fluoresce por la misma razón. Los fotones que llegan «excitan» sus electrones, haciéndolos saltar a niveles de energía más altos. Al volver a sus niveles de energía originales, los electrones de la clorofila liberan la energía absorbida en la forma de luz roja.

¿Por qué, entonces, los cloroplastos intactos que contienen clorofila no producen o liberan luz roja? Si se tira una bola de caucho dentro de un cuarto obscuro y la bola regresa, es razonable asumir que la bola ha dado contra una pared y ha rebotado. Si el lanzamiento de la bola se repite con los mismos resultados, la hipótesis antes expuesta tiene mayor apoyo. Sin embargo, si la bola no vuelve después de haber sido lanzada, es lógico suponer que ha cambiado su camino, y que la energía cinética que causaba su regreso ha sido absorbida alguna forma.

Exactamente la misma suposición se hace con los cloroplastos intactos. Puesto que éstos no fluorescen, se puede suponer que la energía que debía ser utilizada en la fluorescencia, como en el caso de la bola que no regresó, ha sido absorbida por «algo». Este «algo» no está presente en la solución de clorofila en acetona, y desde luego, la energía tiene libertad para volver como la luz roja—la bola se devuelve.

Pero ¿qué es este «algo»? De nuevo las bacterias, contribuyeron a la contestación de la pregunta. Hay ciertos tipos de bacterias anaeróbicas que viven en el suelo, crecen sin necesitar oxígeno ni luz. Estas bacterias usan el gas hidrógeno para sintetizar moléculas ricas en energía. Ni la luz ni la clorofila son necesarias, para que estas bacterias sinteticen sus materiales nutritivos. Aún así, parece obvio que ellas deben poseer un compuesto capaz de captar hidrógeno libre y de pasarlo a las reacciones reductores en la síntesis de materiales nutritivos. Este compuesto finalmente fue aislado de estas bacterias por científicos de la Dupont en 1963. Se probó que era una proteína rica en hierro, la **ferredoxina.**

Ferredoxina es el transportador de electrones más electronegativo que se conoce en relación con reacciones de óxido reducción en las células. En otras palabras

la ferredoxina tiene una mayor atracción para los electrones (desde que es el mejor transportador de electrones) que cualquier material químico previamente aislado en los mecanismos fotosintéticos de plantas y bacterias. La ferredoxina fue desde luego, el candidato más apropiado para constituir ese «algo» que recibía la energía de la luz absorbida por los cloroplastos intactos. La situación se puede diagramar, en la siguiente forma:

LUZ → CLOROFILA CON ELECTRONES EXCITADOS $\xrightarrow{2e^-}$ «ALGO» $\xrightarrow{2e^-}$ (¿FERREDOXINA?)

$NADP + 2H^+ \rightarrow NADPH_2 \rightarrow$ REACCIONES DE OBSCURIDAD

Los doctores Daniel I. Arnon, K. Tagawa y H. Y. Tsujimoto de la Universidad de California, realizaron un experimento para probar la hipótesis de que la ferredoxina, era, en realidad ese «algo» que faltaba. El razonamiento experimental fue el siguiente:

Hipótesis: *Si...* la ferredoxina es el compuesto que acepta los electrones separados de la clorofila por la energía de la luz,...

Predicción: *entonces...* la ferredoxina previamente reducida por la clorofila debe reducir NADP * a $NADPH_2$ sin ninguna ayuda adicional de la energía solar.

Trabajando con el Dr. Frederick R. Whatley (quien, con los Drs. D. I. Arnon y Mary B. Allen habían sido los primeros en demostrar en 1954 que los cloroplastos aislados podían llevar a cabo el proceso fotosintético completo), los Drs. Tagawa y Arnon tuvieron éxito en aislar ferredoxina reducida formada a través de la interacción de la luz y la clorofila en cloroplastos de espinaca. Luego, ellos expusieron esta ferredoxina «cargada» al NADP. Como lo pronosticaba la hipótesis, la ferredoxina pasó el exceso de electrones que había absorbido de la clorofila y redujo el NADP a $NADPH_2$. Otros experimentos habían brindado más apoyo a esta hipótesis. La ferredoxina es el primer aceptor de electrones que puede aislarse del aparato fotosintético de los cloroplastos después de la absorción de la luz por la clorofila.

Pero existe todavía otro problema. La molécula de clorofila, al absorber energía de la luz y pasar dos electrones a una molécula de ferredoxina, queda «deficiente en electrones.» Pero aún así, se puede mostrar que esta deficiencia no dura mucho; un instante más tarde, la misma molécula de clorofila pasará dos electrones más a la ferredoxina. Es evidente que debe haber una fuente inmediata de electrones para reemplazar los que salen de la molécula de clorofila por acción de los fotones absorbidos.

En la formación de $NADPH_2$ a partir de NADP se liberan dos iones hidróxilo (OH^-). Cada uno de estos iones tiene un electrón sobrante. Si se pudiera encontrar una fuente de energía, sería posible que la fuente para reemplazar los electrones de la clorofila fuera, estos iones OH^-. Por cada cuatro iones OH^- oxidados, se formarían dos moléculas de agua y una de oxígeno. Esta hipótesis sobre los iones

* *N. del T.:* El NADP antes de 1963 se conocía como TPN, que indica trifosfopiridina nucleótido. Es posible, pues, que en libros anteriores a 1963 se encuentre como TPN.

OH^- como la fuente de reemplazo de electrones para la clorofila se convierte en una hipótesis atractiva, puesto que también tiene en cuenta el origen de los productos de desecho que se forman en la fotosíntesis.

El Dr. Arnon y sus asociados han realizado recientemente experimentos que sostienen esta hipótesis. Han demostrado que la energía necesaria para separar los electrones de los iones OH^- también vienen de la luz. Esta energía de la luz, sin embargo, se absorbe a través de otros pigmentos; en las plantas superiores y en las algas verdes; este pigmento es la clorofila *b*. La luz absorbida por la clorofila *b* hace que este pigmento pierda electrones, y por lo tanto, que se convierta en un agente oxidante. En esta forma puede entonces, quitar un electrón de los iones OH^-.

Los electrones, deben pasar a través de compuestos intermedios desde la clorofila *b* hasta la clorofila *a*. Los pasos de la reacción todavía no se conocen completamente. Se sabe que por lo menos parte del proceso de transferencia de electrones está relacionado con enzimas citocrómicas en el cloroplasto, y que se fabrica algo de ATP a medida que se lleva a cabo este proceso. Arnon ha dado el nombre de **fotofosforilación no cíclica** al proceso completo. Indicando en último término, la producción de enlaces fosfato de alta energía en el ATP a través del uso de la energía de la luz. Este proceso es no cíclico porque los electrones deben entrar constantemente al ciclo para que éste se mantenga en acción. Estos electrones vienen vía clorofila *b* de los iones OH^- producidos por la descomposición del agua.

Hay discrepancia entre las medidas de la energía almacenada durante los procesos de fotofosforilación no cíclica y la cantidad de energía necesaria para llevar hasta el final las reacciones de obscuridad. Del primer proceso no se obtiene suficiente energía para poder completar el segundo. En alguna parte, por lo tanto, debe haber otra fuente de energía que complete la energía necesaria para que las reacciones de obscuridad se lleven a cabo. ¿Cuál es esta fuente de energía?

Se recordará que en la respiración celular, el $NADPH_2$ dona sus electrones al sistema enzimático citocromal, en donde ellos son pasados al oxígeno. En el proceso, se manufactura ATP. Es razonable, por lo tanto, lanzar la hipótesis de que algo del $NADPH_2$ producido en la fotofosforilación no cíclica podría utilizarse directamente como un agente reductor para los citocromos en las mitocondrias. La hipótesis se puede establecer en la siguiente forma:

Hipótesis: *Si*... el $NADPH_2$ producido en la fotofosforilación no cíclica se usa como un agente reductor para los citocromos en las mitocondrias...

Predicción I: *entonces*... se esperaría que las células de las plantas verdes tuvieran un número de mitocondrias comparable al de los cloroplastos,...

Predicción II: ... los cloroplastos aislados de las mitocondrias no debían ser capaces de elaborar mucho ATP cuando se expusieran a la luz,...

Predicción III: ... cuando los cloroplastos no están en presencia de anhídrido carbónico no deberían ser capaces de producir ATP (puesto que las reacciones de obscuridad no pueden ocurrir sin la presencia de anhídrido carbónico) y...

Predicción IV: ... los cloroplastos cuando no tienen NADP no deben ser capaces de producir grandes cantidades de ATP.

Se ha demostrado que todas estas predicciones son incorrectas. Los cloroplastos aislados pueden producir grandes cantidades de ATP cuando están en contacto con solamente ADP, fosfatos inorgánicos y luz. Es evidente que los cloroplastos pueden convertir energía de la luz directamente en la energía química del ATP.

La hipótesis que explica la forma cómo ocurre este proceso se muestra en la Fig. 8-17. Se llama **fotofosforilación cíclica.** Aquí, los electrones retirados de la molécula de la clorofila por efecto de los fotones pasan de ferredoxina a plastoquinona, y de allí, al sistema de citocromos en el mismo cloroplasto. A medida que los electrones descienden a lo largo de la línea, la energía que ellos liberan se aprovecha directamente en la formación de enlaces de alta energía para el ATP. En la parte inferior de esta «montaña» cíclica, los electrones recuperan la energía perdida absorbiendo más energía lumínica en la molécula de clorofila *a*. Este es realmente un ciclo, porque *no se requiere una fuente externa de electrones.*

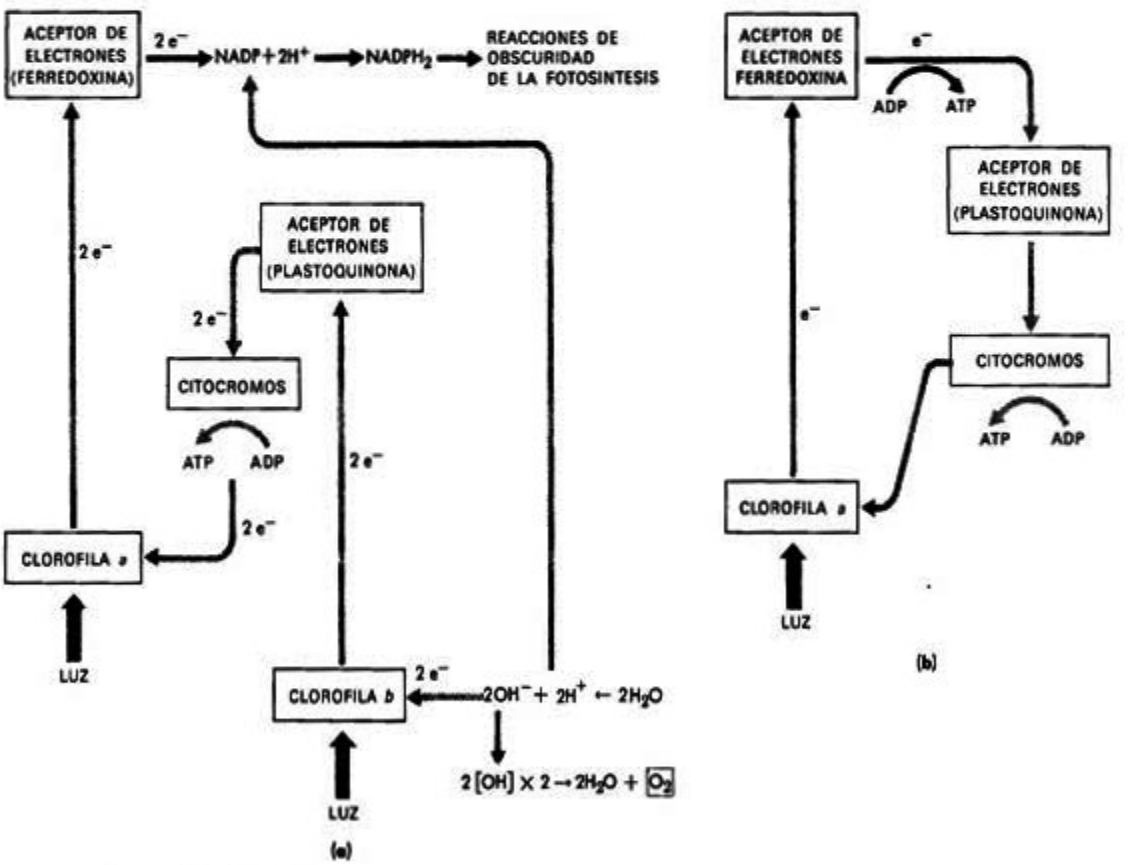


FIG. 8-17. Representación diagramática de las reacciones luminosas de la fotosíntesis, tanto la fotofosforilación no cíclica (a) como la cíclica (b). (Adaptado de *Biology*, por John W. Kimball, Addison-Wesley.)

La fotofosforilación cíclica es el corazón del proceso fotosintético. Su gran producción de ATP compensa sobradamente la baja producción de ATP obtenida durante la fotofosforilación no cíclica. Mientras las frecuencias apropiadas de luz

estén a mano, la fotofosforilación cíclica continúa produciendo ATP. El exceso de ATP que no se usa para dar mayor fuerza las reacciones de obscuridad puede usarse para otras actividades tales como la síntesis de disacárridos, almidón y proteínas.

En cualquier proceso fisiológico importante, la estructura generalmente complementa la función. La reorganización de los citocromos en las mitocondrias, por ejemplo, es tal que aumenta la eficiencia con la cual los electrones pasan de un aceptor a otro. Los cloroplastos como las mitocondrias, muestran un diseño intrincado que parece estar de acuerdo con su función (Fig. 8-11). Se ha demostrado que las reacciones luminosas ocurren en las lamelas que contienen pigmento, mientras que las reacciones de obscuridad son la función principal del estroma no pigmentado. Sin lugar a duda esta estructura intrincada y altamente organizada es un factor importante en el poder que tiene un cloroplasto iluminado para sintetizar glucosa a partir de anhídrido carbónico y agua en 30 segundos.

8-12 LA EFICIENCIA DE LA FOTOSINTESIS

La energía solar que incide diariamente sobre la superficie de la tierra es equivalente a 100 millones de bombas atómicas del tamaño de la de Hiroshima. Una parte de esta energía evapora agua de los mares, agua que más tarde puede caer de nuevo y constituir fuentes de energía potencial a medida que sigue su curso a lo largo de las quebradas y los ríos para volver de nuevo al mar.

Sin embargo, la energía solar capturada por las plantas verdes, tiene un significado mucho mayor. La caída de los electrones excitados en la clorofila es mucho más importante que todas las caídas de agua en la tierra. La energía química resultante de la fijación del anhídrido carbónico comprende realmente todo el combustible para la materia viva. Es tan importante, desde luego, el uso de la energía lumínica para la construcción de moléculas ricas en energía que a los organismos capaces de usar luz para este propósito se les ha dado un título especial los **autotrofos.** La contribución de los autotrofos al mundo de organismos vivientes es realmente inmensa. Sin su constante conversión de energía lumínica en energía química utilizable por todos los tipos de organismos, desaparecería virtualmente toda la vida en la tierra. Porque, directa o indirectamente, la mayor parte de los organismos no fotosintetizadores **(heterótrofos)** dependen de los autotrofos para obtener el combustible que los mantiene vivos. De este modo el concepto original de Joseph Priestley de la necesidad de la vida vegetal para «tomar el aire apto para la respiración de nuevo» se ha ampliado mucho para incluir también muchas otras necesidades.

Debido a la gran importancia que tienen los procesos fotosintéticos para todas las formas de vida, incluyendo la del hombre, la eficiencia de este proceso debe ser también un tema de importancia considerable.

Hay muchas maneras de mirar el tema. Puede notarse, por ejemplo, que la cantidad de energía solar que llega a la tierra (la mayor parte se pierde debido a las radiaciones en otros lugares del espacio), solamente una parte en 2.000 es capturada por las plantas fotosintetizadoras. Esta eficiencia tan baja podría ser más baja aun si no fuera por el hecho de que cerca del 70% de la superficie de la

tierra está cubierta por agua. A pesar de que, a menudo, tendemos a pensar en las plantas verdes terrestres siempre que consideramos fotosíntesis, cerca del 90% de toda la actividad fotosintética se lleva a cabo en plantas microscópicas en los océanos, ríos, y lagos del mundo. Desde luego, en cuanto se refiere al hombre, muchas plantas de la tierra son realmente ineficientes como productores de alimento. Una gran mayoría de la energía que capturan y guardan se usa para construir sus propios cuerpos complejos. Un alga unicelular, en cambio, es casi toda ella alimento, y cuando se come, la mayor parte de su cuerpo y energía guardada entra a la cadena alimenticia. Compárese esto con la ineficiencia de un árbol de manzana, del cual se come solamente la fruta.

Un principio básico de la termodinámica que siempre que la energía se transforma de una manera a otra, algo de esa energía no se aprovecha en trabajo utilizable. El problema se relaciona directamente con el de la fotosíntesis y con el uso de productos fotosintéticos por todas las formas de vida. Obviamente (y afortunadamente) la fotosíntesis es una ventura que proporciona inmensa ganancia para la planta. La inversión de energía no cuesta nada; los dividendos son tan grandes que pueden mantener aquellas formas de vida que no contribuyen a ellos (por ejemplo, que no fotosintetizan). La cita bíblica «toda la carne es pasto» es literalmente cierta.

Afortunadamente, una vez que las moléculas de clorofila de la planta verde toman la luz, el proceso fotosintético es verdaderamente eficiente. Más de la mitad de la energía lumínica absorbida termina dentro de las moléculas de glucosa como energía química potencial. Cualquier transformación química posterior de la energía química almacenada está sujeta a ocasionar una mayor pérdida en energía utilizable para el trabajo. El consumo de material vegetal por parte de los animales para engordarlos para el futuro consumo humano es, en términos de desgaste de energía, un proceso sumamente ineficiente. Solamente las naciones más ricas pueden darse este lujo. Ciertamente no es accidental que las naciones pobres del lejano oriente, con una población excesiva, sean esencialmente vegetarianas dependiendo para su nutrición sobre todo en cosechas como las de arroz. Tales naciones no pueden darse el lujo de un «escape» considerable de energía que debe acompañar inevitablemente la transformación de material alimenticio vegetal en material alimenticio animal.

Es evidente, entonces, que al hombre le corresponde estudiar en detalles la fotosíntesis. A menudo es posible aumentar la eficiencia de la producción de alimento fotosintético en los puntos en los cuales la energía se puede perder; una manera es educar al campesino a sembrar cepas que producen una gran cosecha. La duplicación en los laboratorios de las reacciones fotosintéticas en una escala comercialmente practicable podría ser un impacto de inmensas proporciones. Tal logro implicaría un gran avance en la resolución de los problemas de un mundo en el que muchas personas no tienen lo suficiente para comer.

8-13 CONCLUSIONES

El estudio de la fotosíntesis comenzó hace 300 años con las investigaciones de Van Helmont sobre el origen del material vegetal. El problema no está todavía

totalmente resuelto; pero nuevas técnicas experimentales (como aquéllas de los isótopos marcados), y el conocimiento de la estructura logrado con el microscopio electrónico, han provisto tanta información que la duplicación del proceso ahora aparece como un ideal realizable.

La visión moderna de fotosíntesis entreve un sistema de «flujo de electrones» entre varios compuestos aceptores. A medida que los electrones que caen se mueven de un compuesto a otro, su energía cinética (provista inicialmente por la luz) se atrapa como energía química potencial en la forma de ATP.

El proceso fotosintético completo se divide en dos grandes partes. En las reacciones de obscuridad, el $NADPH_2$ y el ATP producidos por la reacción luminosa, se utilizan para promover una reacción en la cual el anhídrido carbónico se reduce progresivamente para formar el compuesto de tres carbonos PGAL. El PGAL puede entonces oxidarse directamente para cubrir las necesidades de energía de la célula o puede continuar ascendiendo en la montaña de energía para la síntesis de moléculas más grandes ya sean estructurales o de combustible. Se ha demostrado que las reacciones de obscuridad ocurren también en células animales, sin embargo, a diferencia de las células vegetales, las células animales necesitan gastar más energía de la que ellas pueden obtener mediante este proceso.

En las reacciones luminosas, la energía de la luz eleva los electrones de la clorofila *a*, a niveles de energía más altos. En el cloroplasto intacto, estos electrones «excitados» se transfieren a la ferredoxina y finalmente reducen NAD a $NADPH_2$, los cuales entonces continúan en la reacción de obscuridad de la fotosíntesis. Los electrones perdidos por la clorofila *a*, son reemplazados por los iones OH^- resultantes de la ruptura de la molécula de agua. La excitación de electrones en otros pigmentos de plantas, tales como la clorofila *b*, dan energía para la oxidación de los iones OH^-. Puesto que el proceso que encierra una transferencia de electrones de la clorofila *a*, resulta en la producción de ATP, y puesto que la luz es necesaria, el proceso se conoce como fotofosforilación no cíclica. Sin embargo, la fotofosforilación no cíclica no produce suficiente ATP y $NADPH_2$ para la reacción de obscuridad. Afortunadamente una segunda serie de reacciones, llamada fotofosforilación cíclica, es más productiva. Cuando los electrones se exponen a la luz, al fosfato inorgánico y al ADP, pasan de la clorofila *a*, a la ferredoxina, luego a la plastoquinona y entonces caen a través del sistema de citocromos del cloroplasto para pasar de nuevo a la clorofila *a*, en donde el ciclo se repite. Durante el viaje de ida y vuelta, la energía cinética de los electrones se usan para convertir ADP a ATP. La energía que se produce en la fotofosforilación cíclica es más que suficiente para suplir las necesidades de la reacción de obscuridad.

Los organismos que producen moléculas ricas en energía a través de procesos como la fotosíntesis son llamados autotrofos. Aquéllos que no, y que por lo tanto directa o indirectamente dependen de los organismos autotróficos para su alimentación son llamados heterotrofos. Todos los animales, y muchas plantas que no son verdes son heterotrofos.

En gran parte la energía solar que incide sobre la tierra se pierde, pero una vez que esta energía es atrapada por la clorofila, el proceso fotosintético es tremendamente eficiente (más o ménos 55%). Es evidente que los estudios sobre los métodos que aumenten la eficiencia total de la fotosíntesis, lo mismo que la forma

para duplicar el proceso en una escala practicable comercialmente, deben convertirse cada día en la materia de estudio más importante para el hombre.

EJERCICIOS

1. Conteste las siguientes preguntas en relación con el experimento de Van Helmont.
   a) ¿A qué conclusión llegó Van Helmont en su experimento acerca del origen del material vegetal que condujo a la ganancia en peso?
   b) ¿Qué variable pasó él por alto en este experimento?
   c) ¿Cómo modificó Stephen Hales las conclusiones experimentales de Van Helmont?
2. ¿Qué contribución hizo cada una de las siguientes personas al problema de la interacción de las plantas con el aire y el agua? a) Joseph Priestley, b) Nicholas de Saussure, c) Jan Ingenhousz.
3. ¿Qué ilustró la controversia entre Berthollet y de Saussure (en relación con el origen del oxigeno liberado en la fotosíntesis) acerca de las características de la investigación científica?
4. ¿De qué manera se determinó, finalmente, el origen del oxígeno producido durante la fotosíntesis? Explique la técnica utilizada.

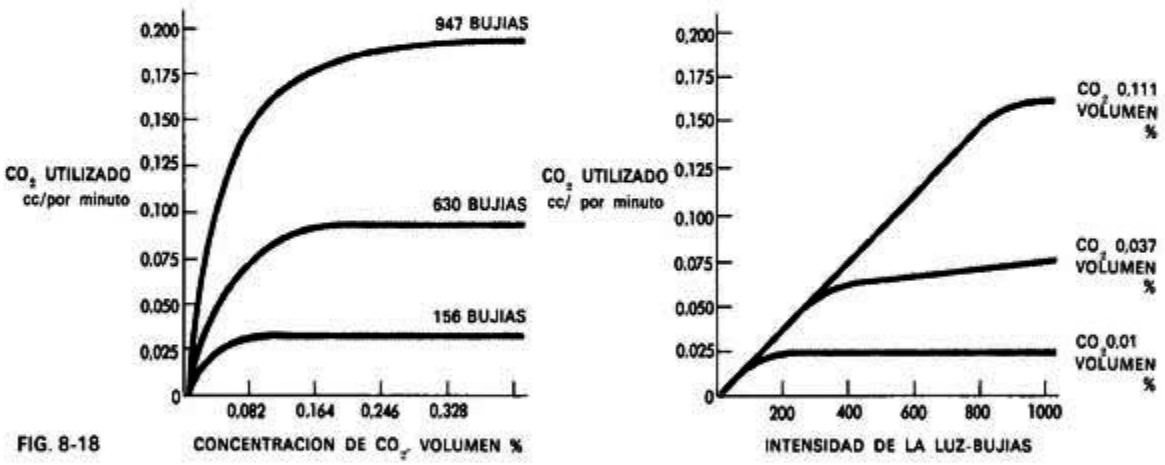


FIG. 8-18

5. Observe la Fig. 8-18. Evalúe cada una de las frases siguientes solamente en términos de los datos que se dan en las gráficas. Explique por qué está Ud. de acuerdo o en desacuerdo con cada frase.
   a) Tanto la concentración de anhídrido carbónico como la intensidad de la luz tienen límites máximos más allá de los cuales no estimularán la fotosíntesis.
   b) Una concentración de 18% de anhídrido carbónico tendría una acción inhibidora en la velocidad de fotosíntesis con cualquier intensidad de la luz.
   c) Cuando la concentración de CO_2 es 0.111% por volumen, una duplicación en la intensidad de la luz en bujías aproximadamente dobla la velocidad de la fotosíntesis.
   d) Hasta un cierto valor límite, un cambio, ya sea en la concentración de anhídrido carbónico o en la intensidad de la luz, produce un cambio en la velocidad de la fotosíntesis.
   e) El anhídrido carbónico y la energía de la luz están implicados en dos fases separadas del ciclo fotosintético. Por lo tanto, la proporción de utilización de uno no afecta la proporción de utilización del otro.

6. ¿Qué le indica a Ud. el hecho de que la mayor parte de las hojas son verdes en relación con la longitud de onda de luz usada en fotosíntesis?
7. Observe el espectro de acción de dos organismos (Fig. 8-19). Evalúe cada una de las frases siguientes en relación con esta gráfica.

FIG. 8-19

a) El alga roja y la planta verde, cuando son expuestas ambas a más o menos la misma fuente de luz, absorberán las mismas longitudes de ondas lumínicas con el mismo grado de efectividad.
b) ¿Cuál sería la única longitud de onda de la luz que produciría aproximadamente igual fotosíntesis en el alga roja y en la planta verde: i) 450; ii) 500; iii) 510; iv) 585; v) 600; vi) 650; vii) 700?
c) Si un alga verde y un alga roja estuvieran en la misma región del océano, en general, competirían o no por la misma longitud de onda de la energía de la luz.
d) El alga roja es más efectiva que la planta verde en absorber un espectro total de energía solar. (Compare con el diagrama del espectro de energía solar, Fig. 8-13).

8. La clorofila sirve para «capturar» la energía de la luz utilizándola en el proceso de fotosíntesis. Esto lo hace absorbiendo la luz del sol (energía radiante) y haciéndola utilizable por:
   a) Pérdida de un electrón, el cual es transportado por moléculas aceptoras, produciendo entonces energía química para la descomposición del agua.
   b) Ganando un electrón, el cual, al unirse con la molécula de clorofila, libera cierta energía que se usa para construir ATP y descomponer agua.
   c) Perdiendo un electrón que es transportado por moléculas aceptoras, produciendo pequeñas cantidades de energía que se utilizan para construir ATP y también para descomponer agua.
   d) Ganando un electrón, que es inmediatamente transportado con el único propósito de descomponer el agua.
9. ¿Cuál es la función de los pigmentos carotenoideos en las plantas?
10. Haga una distinción entre las «reacciones luminosas» y las «reacciones de oscuridad» en la fotosíntesis.
11. ¿Cuál de las sustancias siguientes, cuando se pone en contacto con una planta que se mantiene en la oscuridad, haría posible que la planta permaneciera viva? a) NADP solamente; NADP y CO_2; c) PGAL; d) $NADPH_2$ solamente; e) $NADPH_2$ y CO_2. Explique su respuesta.
12. Observe la gráfica en la Fig. 8-20. Proponga una hipótesis para explicar cómo la temperatura puede afectar la velocidad de fotosíntesis diferentemente a diferentes intensidades de la luz.

13. El proceso de respiración se dice que es opuesto al de la fotosíntesis. ¿En qué sentido es este razonamiento correcto? ¿En qué sentido no lo es?
14. ¿Qué aspectos del proceso fotosintético los científicos entienden poco todavía?

FIG. 8-20

LECTURAS SUGERIDAS

ARNON, D. I., «The Role of Light in Photosynthesis.» *Scientific American*, noviembre de 1960, p. 104. El autor discute cómo la energía de la luz es capturada por pigmentos fotosintéticos y convertida en una forma utilizable: ATP. Un buen artículo pero en cierto modo, un poco técnico. Vale la pena el esfuerzo para entender como están siendo estudiadas las reacciones luminosas de la fotosíntesis.

BASSHAM, J. A., «The Path of Carbon in Photosynthesis.» *Scientific American*, junio de 1962, p. 88. Este artículo discute cómo, utilizando técnicas de marcadores radioactivos se han aislado la mayoría de los compuestos intermedios en fotosíntesis.

GALSTON, A. W., *The Life of the Green Plant* (Englewood Cliffs, N. J.: Prentice Hall, 1961). El Capítulo 3 contiene una discusión sobre fotosíntesis. Tiene menos detalles que el libro de Steward que se menciona más abajo en la lista. Cubre bastante bien el proceso básico.

NASH, LEONARD K., «Plants and the Atmosphere,» en *Harvard Case Histories en Experimental Science* Vol. II (James Bryant Conant, editor) (Cambridge: Harvard University Press, 1957). Contiene un estudio más completo de la historia de la fotosíntesis que el que ha sido posible ofrecer en este capítulo.

OVERBEEK, JOHANNES VAN, *The Lore of Living Plants* (New York: Scholastic Books, Inc., 1964). El Capítulo 1 está dedicado a un estudio de la fotosíntesis que incluye datos recientes. Bien escrito y sin mucho detalle. Bueno como revisión y punto de vista nuevo del material cubierto en este libro.

RABINOWITCH, EUGENE, «Progress in Photosynthesis.» *Scientific American*, noviembre de 1953, p. 80. A pesar de que muchos de los detalles de fotosíntesis se han investigado después de que fue escrito este artículo, es todavía correcto en lo esencial y presenta una buena visión de las reacciones luminosas y de obscuridad. El mismo artículo se puede conseguir también, ligeramente revisado, en el folleto de *Scientific American, The Chemistry and Physics of Life.*

STEWARD, F. C., *Plants at Work* (Reading, Mass.: Addison-Wesley, 1964). El Capítulo 6 contiene una discusión completa pero sin muchos detalles de la física y la química de la fotosíntesis. Este es el mejor tratado, a excepción de referencias técnicas, en términos de profundidad y extensión total del tema. Recomendado para aquéllos que quieren ir más allá de la discusión del texto.

WALD, GEORGE, «Life and Light.» *Scientific American*, octubre, 1959, p. 92. Este artículo discute la manera como se utiliza y aun como se produce la luz en los organismos vivientes. El énfasis principal está en la fotosíntesis y los procesos de la visión.

CAPITULO 9

LA DINAMICA DE LA ESTRUCTURA Y FUNCION DE LAS PLANTAS

9-1 INTRODUCCION

Para el hombre primitivo, la aparición de nuevas hojas y flores en la primavera, significaba un despertar, una vuelta a la vida después de la dureza de un invierno largo y a menudo cruel. La planta, adormecida durante tantos meses, parecía que de repente volvía a la vida. Aun para el hombre moderno este crecimiento y desarrollo rápido de las plantas durante la primavera es altamente simbólico. El proceso ha brindado inspiración para un sin número de trabajos musicales, poéticos y artísticos.

Para el biólogo, la actividad de la vida vegetal en la primavera tiene un significado mayor. Lo enfrenta con un gran número de problemas importantes, y le sugiere muchas preguntas. ¿Qué fuerzas están implícitas en el movimiento de los materiales a través de la planta? ¿Cómo se producen las nuevas hojas? ¿Qué factor hace que aparezcan las hojas y las flores en la primavera? ¿Qué es lo que controla el crecimiento y desarrollo de las plantas? ¿Por qué las raíces crecen hacia abajo y los tallos hacia arriba? ¿Cómo afectan los estímulos externos tales como la luz, las respuestas de la planta en términos de crecimiento y desarrollo?

Todas estas preguntas exigen una mayor comprensión de la manera como la planta funciona como un organismo completo. Hasta ahora, sólo se han discutido las características de las células y su organización en tejidos. Sin embargo, aunque el estudio de estas partes, es de por sí importante para entender sus características especiales, debemos ver también el organismo como un ente completo—como una continuidad de células vivientes, tejidos, órganos y sistemas trabajando juntos para llevar a cabo una serie integrada de actividades. Sólo cuando las diversas partes de un organismo se consideran en relación con el organismo como un todo se puede comenzar a comprender el mecanismo intrincado mediante el cual los seres vivos se mantienen a sí mismos.

9-2 ORGANIZACION GENERAL DE LAS PLANTAS QUE DAN FLORES

Se puede decir que las plantas que dan flores consisten de cuatro partes: raíz, tallo, hojas y flores. Cada una de estas partes, lleva a cabo funciones especiales que benefician a la planta considerada en su totalidad (ver la Fig. 9-1). Los cambios en la función de una de estas partes, afectan necesariamente todas las demás partes. La cantidad de síntesis de carbohidratos en las hojas, por ejemplo, depende de la cantidad de agua tomada por las raíces, lo mismo que de la conducción ascendente de agua, a través del tallo. Todas las plantas con flores tienen esta división

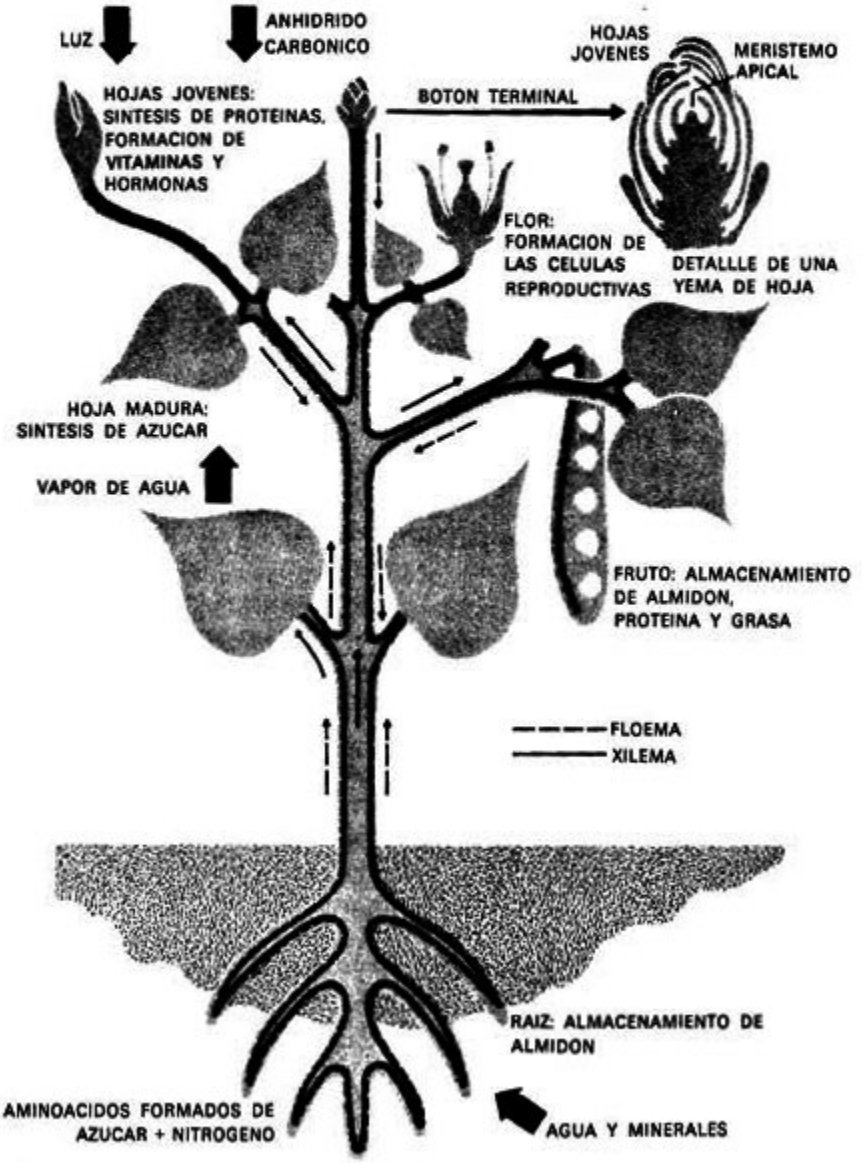


FIG. 9-1. Función de las partes y movimiento de materiales en una planta. (Adaptado de S. Biddulph y O. Biddulph, «The Circulatory System of Plants.» *Scientific American*, febrero de 1959, p. 45.)

básica del trabajo. En algunos, sin embargo, ciertos órganos como las hojas y el tallo pueden modificarse para realizar funciones específicas (por ejemplo, muchos tipos de espinas y prolongaciones de las plantas trepadoras son hojas modificadas).

De acuerdo con las características anatómicas, hay dos grupos principales de plantas que dan flores: las **monocotiledóneas** y las **dicotiledóneas.** La diferencia entre monocotiledóneas y las dicotiledóneas es *estructural* más que funcional. Por lo tanto, las generalizaciones acerca de la fisiología de las plantas se aplican igualmente a ambos grupos.

Las monocotiledóneas incluyen plantas tales como pastos (también los granos y cereales), lirios, orquídeas y palmeras. Las dicotiledóneas incluyen la mayoría de los árboles, rosas, geranios, enredaderas y plantas trepadoras, lo mismo que los arbustos. Las únicas plantas multicelulares familiares que caen fuera de estas dos categorías son las coníferas (pinos y abetos), helechos y musgos. Ninguna de éstas tiene flores; por tanto no están clasificadas dentro de las **angiospermas,** o plantas que florecen. Las principales diferencias entre monocotiledóneas y dicotiledóneas se resumen en la tabla 9-1.

TABLA 9-1 COMPARACION DE MONOCOTILEDONEAS Y DICOTILEDONEAS

MONOCOTILEDONEAS	DICOTILEDONEAS
SON EN SU MAYORIA HERBACEAS (ESTO ES, NO DAN MADERA, COMO LA FLOR DE LIS O EL LIRIO)	PUEDEN SER HERBACEAS O LEÑOSAS (COMO EL DIENTE DE LEON O EL ARBOL DE OLMO)
EL EMBRION CONTIENE 1 COTILEDON (HOJA ALIMENTICIA)	EL EMBRION CONTIENE 2 COTILEDONES
EN SU MAYORIA ANUALES (VIVEN UNA ESTACION DE CRECIMIENTO)	PUEDEN SER ANUALES O PERENNES
LAS PARTES QUE FLORECEN GENERALMENTE EN 3 O 6 HACES FIBROVASCULARES (CONTIENEN XILEMA Y FLOEMA) ESPARCIDOS SIN ORDEN ENTRE LOS OTROS TEJIDOS DEL TALLO	LAS PARTES QUE FLORECEN EN 2, 4 O 5 HACES FIBROVASCULARES SE ORDENAN EN UNA FORMA DEFINIDA ENTRE LOS OTROS TEJIDOS DEL TALLO
LAS HOJAS TIENEN NERVADURAS PARALELAS (COMO LA HOJA DE LIRIO O LA HOJA DE LA CEBOLLA).	LAS HOJAS TIENEN NERVADURAS EN FORMA DE RED (NO PARALELAS).

Los términos **leñoso** y **herbáceo** se usan a menudo para describir tipos de plantas superiores. Las plantas leñosas son aquellas que producen **lignina,** una sustancia que se deposita con la celulosa en las paredes celulares. Esta les da a las células una gran resistencia. Más aún, puesto que las células lignificadas, por ejemplo, no se descomponen durante los períodos de letargo en el invierno, la mayoría de las plantas leñosas son capaces de vivir durante más de una estación de crecimiento. Se dice que las plantas que no producen lignina son herbáceas. Muchas plantas herbáceas crecen, se reproducen y mueren dentro de una estación de crecimiento. A diferencia de las plantas leñosas, que también poseen generalmente una capa externa protectora conocida como corcho (o corteza), las plantas herbáceas están cubiertas con una fina epidermis. Como vimos en el Capítulo 6,

tanto la corteza como la epidermis son de naturaleza celular. La mayoría de las monocotiledóneas son herbáceas (ver la tabla 9-1), las palmeras arbóreas son una de las pocas excepciones.

9-3 SISTEMAS RADICALES

La raíz realiza tres funciones principales para el organismo vegetal.

1) Fija la planta firmemente al suelo. Al mismo tiempo, previene la erosión del terreno causada por el viento y el agua. Indirectamente, desde luego, esto también beneficia a la planta pues conserva la tierra en su totalidad.
2) Absorbe del suelo agua y varios minerales. Siendo así, sirve para llevar muchas materias primas y necesarias hacia el cuerpo de la planta.
3) Sirve como un órgano de almacenamiento de los carbohidratos y otras sustancias elaboradas por la planta.

En cuanto a la forma de crecimiento, hay dos tipos generales de sistemas radicales: las **raíces pivotantes** y las **raíces fibrosas.** El sistema de raíces pivotantes está caracterizado por una **raíz primaria** grande y central que crece en línea recta hacia abajo. Las raíces pivotantes son efectivas especialmente en fijar la planta a la tierra. Además, debido a que penetran mucho más en el suelo, pueden obtener fuentes de agua más profundas y permanentes.

El sistema de raíces fibrosas está bien adaptado para absorber el agua cerca de la superficie. Sin embargo, no sujeta la planta al suelo tan bien como el sistema de raíces pivotantes. En el sistema de raíces fibrosas no hay una raíz principal. Algunos ejemplos de plantas con sistemas de raíces fibrosas son el trigo, la cebada, el centeno, la avena, el maíz y la cebolla. La enorme área superficial hace posible que el sistema de raíces fibrosas absorba el agua más eficientemente que el sistema de raíces principales. Los cálculos para una sola planta de centeno de una altura de 50,80 cms. revelan que el área total de raíces expuesta al suelo es aproximadamente 638,69 metros cuadrados. Otro investigador ha encontrado que cuando las plantas de trigo se siembran a 3,05 metros una de otra, cada una tiene unos 70,84 kms. de raíz (longitud). Sin embargo, cuando las mismas plantas se siembran a 15,24 cms. de separación, cada una tiene solamente 804,5 metros de raíz. Por lo tanto la cantidad de crecimiento en el sistema radical de cualquier planta depende de las condiciones del ambiente: éste es un ejemplo de los efectos que la competencia y la superpoblación tienen sobre el crecimiento de los organismos.

9-4 ESTRUCTURA INTERNA DE LA RAIZ

Las diferencias estructurales externas e internas entre las raíces fibrosas y las raíces pivotantes son muy pequeñas. Por conveniencia, consideraremos las raíces pivotantes como un ejemplo típico de la estructura de la raíz.

La Fig. 9-2 muestra una sección longitudinal del extremo de una raíz. El extremo de la raíz está cubierto por varias capas de células protectoras conocidas como la **cofia.** Las células jóvenes se producen en la **región** de crecimiento o **embriónica.** En el extremo de esta región está colocado el **meristemo apical.**

Detrás de la región embriónica hay una zona de alargamiento en donde las células aumentan en longitud. Durante el alargamiento, las células también comienzan a diferenciarse, esto es, a especializarse. Un poco más arriba, en la raíz, está la **región de maduración,** en donde las células alcanzan su tamaño normal y se especializan completamente. En esta región, los **pelos radicales** se proyectan de las células de la capa externa de la raíz. Los pelos radicales aumentan enormemente la superficie para la absorción. Realmente, es en esta región de la raíz en donde se lleva a cabo la mayor parte de la absorción. En las secciones más viejas, en la parte superior de la raíz, la formación de corcho impide el paso de agua hacia la planta. Una planta privada de todas sus raíces jóvenes (y por consiguiente, de los pelos radicales) muere rápidamente.

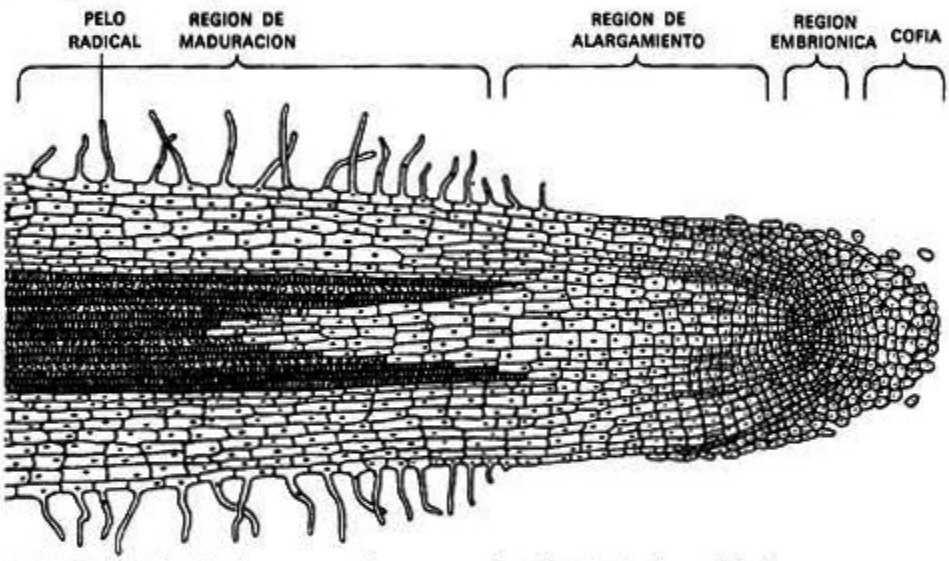


FIG. 9-2. Sección longitudinal de una raíz primaria que muestra las cuatro regiones importantes de crecimiento celular. La cofia sirve esencialmente para proteger el delicado tejido meristemático de la región embriónica.

La sección transversal de una raíz madura muestra que está dividida en tres regiones: una capa de revestimiento externo (la epidermis), y dentro de ésta la **corteza** y el **cilindro vascular** (ver la Fig. 9-3). La corteza sirve para almacenar las diversas sustancias que se transportan desde las hojas hacia las regiones inferiores. El cilindro vascular contiene el tejido vascular xilema y floema.

El cilindro vascular está separado de la corteza que lo rodea por una capa circular de tejido protector, de pared gruesa, la **endodermis.** El cilindro vascular comienza con el **periciclo** inmediatamente por dentro de la endodermis. El periciclo es tejido fundamental, que puede, en ciertas ocasiones, convertirse en meristemático. Desde el periciclo crecen las raíces secundarias o las raíces ramificadas. El tejido conductor de las raíces secundarias está entonces, directamente conectado con el de las raíces primarias. En la parte inferior del periciclo el xilema está generalmente organizado en arcos que irradian hacia afuera desde el centro del cilindro vascular. Las raíces ramificadas siempre se desarrollan del periciclo en áreas inmediatamente opuestas a un arco del xilema.

Entre los arcos del xilema hay pequeños grupos de células de floema. Estos están generalmente separados del xilema por un cambium no muy diferenciado. Recuerde que el cambium es un tejido vegetal que produce el crecimiento en el diámetro del tallo o de la raíz. Generalmente produce tanto los elementos del xilema como los del floema.

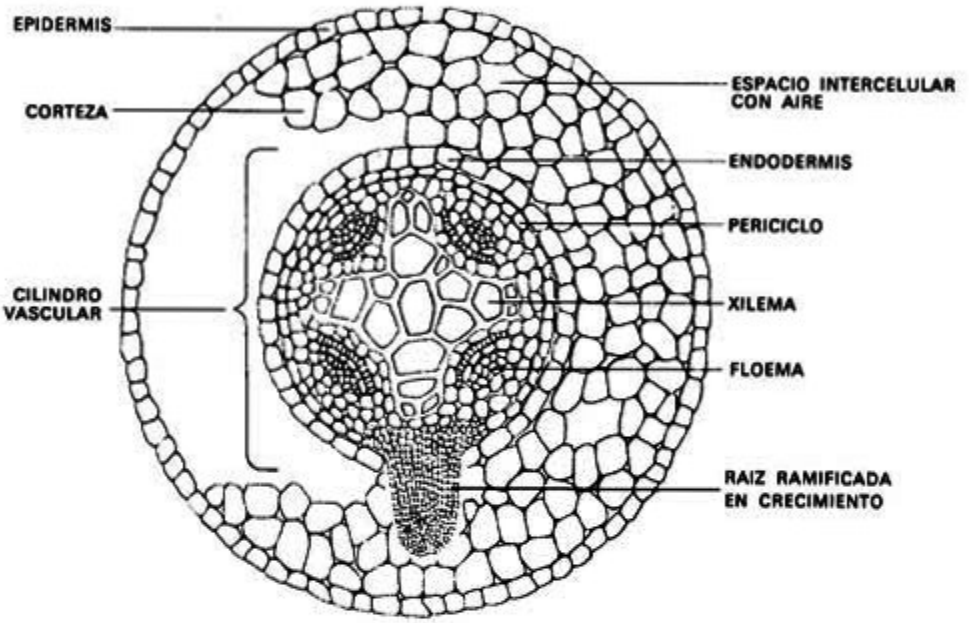


FIG. 9-3. Sección transversal de una raíz típica, mostrando las tres áreas principales de su estructura: la epidermis, la corteza y el cilindro vascular.

9-5 ESTRUCTURA DEL TALLO

El tallo de una planta está compuesto en su mayor parte de tejido vascular especializado el cual sirve para transportar entre las hojas y las raíces, el agua y los diversos materiales disueltos. El tallo tiene además otras características diferentes. Primero, en la punta tiene una yema que contiene tejido meristemático. Esta yema produce tanto crecimiento en longitud como nuevas hojas (ver el dibujo pequeño en la Fig. 9-1). Segundo, reserva ciertas sustancias que son utilizadas en el crecimiento normal y sostenimiento de las células del mismo tallo. Esto incluye carbohidratos, proteínas, y algunas sustancias especiales como la lignina. Tercero, contiene en muchos puntos una yema que produce flores.

¿De qué maneras está especializado el tallo de las plantas superiores para el soporte y la conducción? Como vimos en el Capítulo 6, hay tejidos vegetales especializados en ambas funciones. La conducción se lleva a cabo a través del tejido vascular del xilema (traqueidas y vasos) y de los elementos de los tubos cribosos del floema. El soporte se logra mediante ciertos elementos del xilema (traqueidas y vasos) y de fibras especiales de pared gruesa.

Los tejidos vasculares están agrupados en unidades llamadas **haces fibrovasculares.** Cada haz fibrovascular contiene xilema, floema, generalmente algún

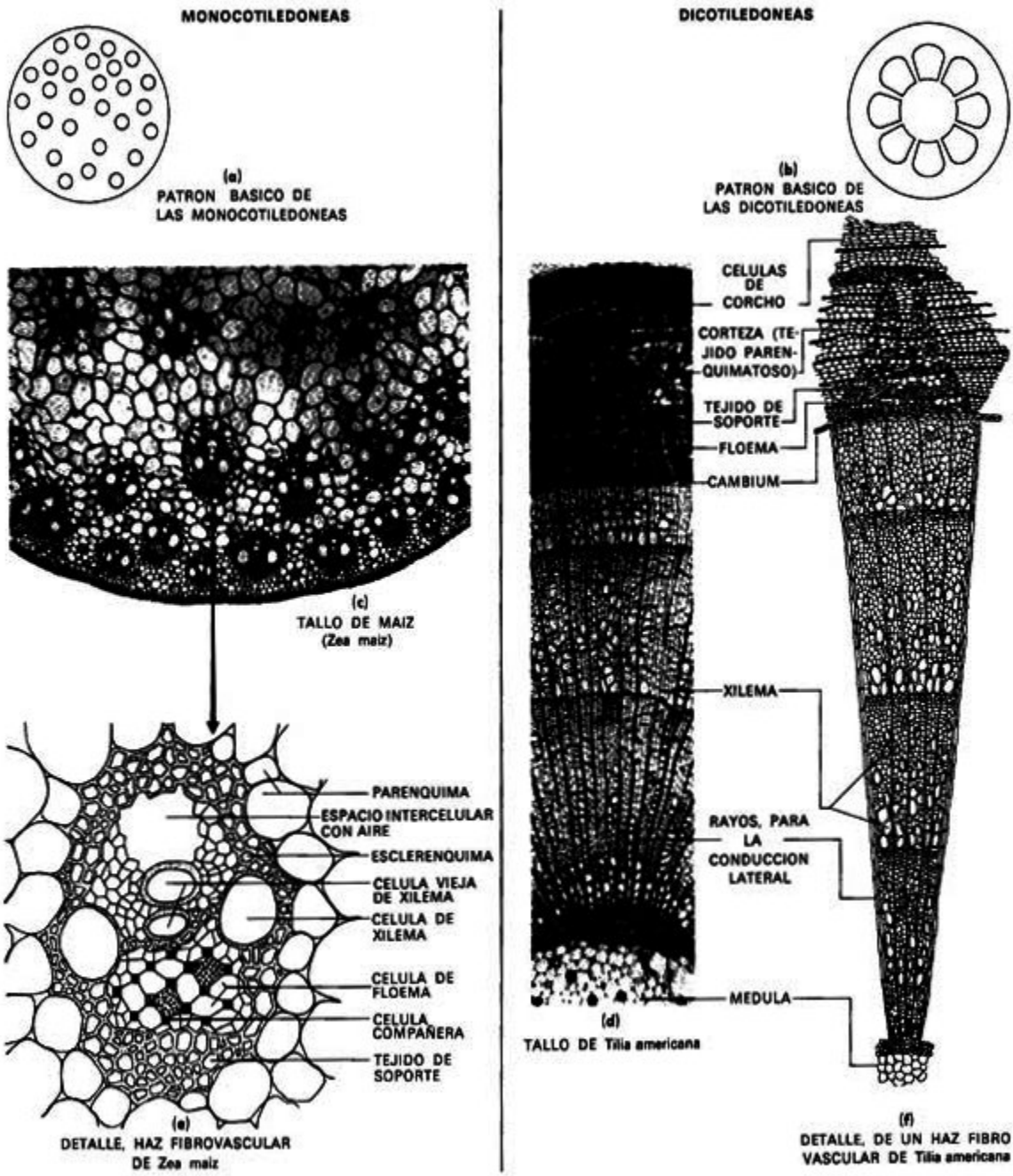


FIG. 9-4. Anatomía interna de dos tipos representativos de tallos de plantas. La diferencia principal entre el grupo de la izquierda (monocotiledóneas) y el de la derecha (dicotiledóneas) es la forma de la organización de los haces fibrovasculares. (Fotos cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago.)

tejido de soporte, y una capa de células de cambium. El cambium produce nuevas células de xilema hacia la parte interna y nuevas células de floema hacia la parte externa. Ejemplos de dos tipos comunes de haces fibrovasculares se muestran en detalle en la Fig. 9-4e, f.

Dentro del tallo de la planta, los haces vasculares se sitúan generalmente de tal manera que el floema esté colocado hacia afuera del xilema. Observando el ordenamiento de los haces fibrovasculares en los tallos de las plantas que producen flores, se pueden distinguir dos formas de ejemplares diferentes. En las monocotiledóneas, los haces vasculares están organizados a través del tallo sin seguir un patrón definido (Fig. 9-4a, c). En las dicotiledóneas, los haces vasculares están organizados en una forma circular alrededor del centro, como rayos irradiando desde el centro de un eje (Fig. 9-4b, d). La implicación evolutiva y funcional de estas diferencias no es clara.

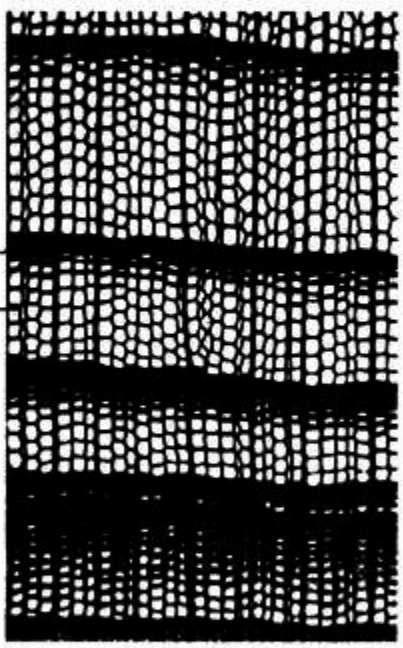


FIG. 9-5. Microfotografía de una sección del tallo de ciprés calvo *(Taxodium distichum)*, mostrando el crecimiento de cuatro años. Nótese el gran tamaño de las células producidas durante la primavera, cuando la cantidad de agua es más abundante. Obsérvese, sin embargo, que durante el verano no disminuye la velocidad de crecimiento, sino solamente el tamaño de las células de xilema producidas. Nótese también, la línea abrupta de demarcación entre el final del crecimiento de una estación y el principio de la siguiente. (Cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago.)

Con muy pocas excepciones, las plantas leñosas son dicotiledóneas. El tallo leñoso tiene una médula central rodeada inmediatamente por xilema (Fig. 9-4d, f). La médula sirve, en parte, de depósito para los productos de desecho. Las células de floema, por fuera del xilema, son de paredes delgadas y más pequeñas en diámetro que las células del xilema. Lo mismo que las células del xilema, las del floema pueden también contribuir al sostenimiento de la planta. El tallo está sostenido en estas regiones externas por la presencia de unas fibras de pared gruesa.

En las plantas leñosas, durante cada estación de crecimiento, el cambium deposita una nueva capa de xilema. Puesto que el xilema está formado por células muertas con paresdes muy duras, éste se acumula con el transcurrir del tiempo. El floema, sin embargo, se reemplaza al principio de cada primavera. Los depósitos sucesivos de xilema durante la estación de crecimiento producen los **anillos anuales** característicos de los árboles y otras plantas leñosas. Debido a que las células de xilema crecen más rápidamente en la primavera que en el verano, un anillo anual está compuesto de células grandes (cerca del centro) y de células más pequeñas (hacia la parte externa). Esta diferencia en el tamaño celular se muestra en la Fig. 9-5. La diferencia en la velocidad de crecimiento es el resultado de una mayor precipitación de agua en la primavera y menos precipitación de la misma al final de esta estación. La amplitud total de cualquier anillo depende de las condiciones climáticas de una determinada estación de crecimiento. Este hecho ha permitido a los climatólogos la determinación del clima de la tierra durante los últimos 2.000 años, mediante la utilización de tapones obtenidos de la perforación de árboles muy viejos.

Puesto que una de las funciones más importantes del tallo es el transporte vertical de agua y de otros materiales, es importante entender las diferencias estructurales entre las células del xilema y las del floema. Las células del xilema sólo viven un corto tiempo, aunque, se mantienen funcionales por muchos años en las plantas perennes. Con la edad, las células del xilema tienden a llenarse más y más de materiales de desecho, de tal manera, que en las partes viejas de un tallo leñoso a veces no queda casi ningún pasaje abierto que permita la conducción. Las células del floema, por otra parte, tienen un núcleo hacia un lado de la célula conductora principal y permanecen vivas después de su formación (ver la discusión de células de xilema y floema en el Capítulo 6). La evidencia experimental sugiere que las células de floema pueden llevar a cabo su función solamente cuando están vivas. Los fitofisiólogos no saben exactamente por qué esto es así.

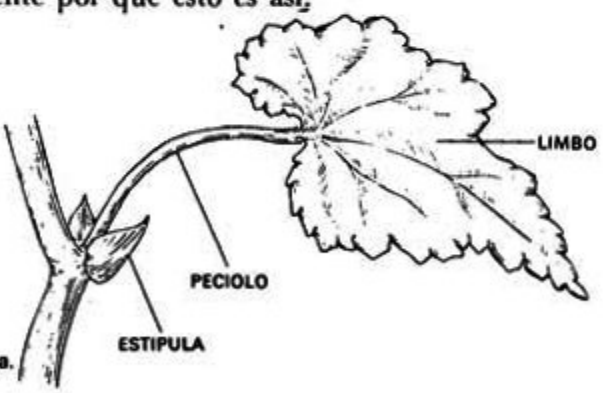


FIG. 9-6. Estructuras que componen una hoja típica.

9-6 ESTRUCTURA EXTERNA E INTERNA DE LA HOJA

Una hoja se puede dividir en tres partes: **estípula,** * **pecíolo** y **limbo** (observar la Fig. 9-6). En el curso de la evolución el limbo se ha aplanado bastante, aumen-

* La estípula se encuentra solamente en plantas dicotiledóneas. Su función principal es proteger la hoja joven antes de que ésta abra.

tando las áreas superficiales tanto para la absorción de la luz como para el intercambio de gases. El pecíolo sirve para transportar agua y minerales desde el tallo hasta las hojas, en donde se utilizan esos materiales primarios para la fotosíntesis. Los productos de este proceso son llevados de nuevo por medio del pecíolo al tallo para su transporte hacia otras partes de la planta.

Las hojas crecen a partir de los **primordios foliares,** que están contenidos dentro de la yema terminal de una planta, y rodeados por tejido meristemático de la yema (ver la Fig. 9-1, dibujo pequeño). En la primavera, el crecimiento rápido produce el desdoblamiento de las hojas y su desarrollo posterior en órganos maduros. Las hojas no tienen tejido meristemático. Como consecuencia, permanecen en su tamaño adulto hasta que mueren. Las hojas no viven generalmente más de una estación de crecimiento subsisten solamente unas pocas semanas en la mayoría de las plantas desérticas, muy pocos meses en la mayoría de los árboles, y un máximo de tres a cuatro años en algunas de las plantas siempre verdes.

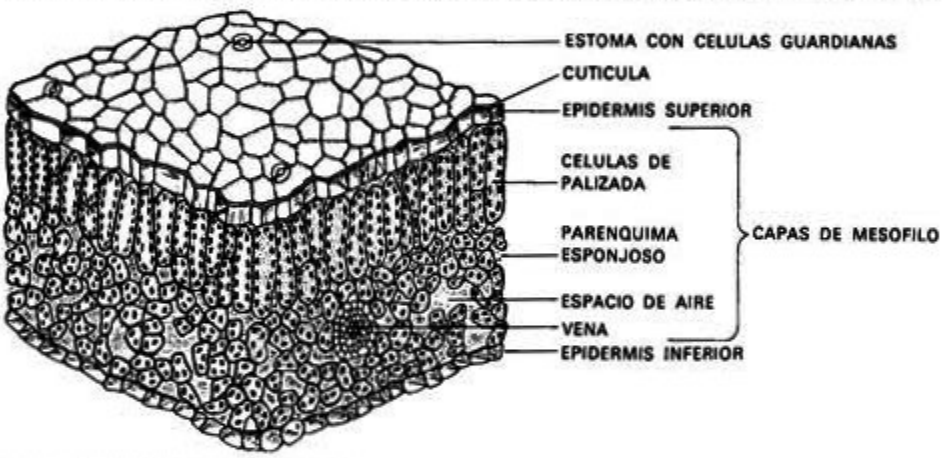


Fig. 9-7. Sección tridimensional de una hoja típica.

Una sección microscópica a través de una hoja revela que en su estructura existen casi todos los tipos de tejidos básicos de las plantas (ver la Fig. 9-7). Las células externas, en ambas superficies forman una capa protectora que es la epidermis. Ambas capas epidérmicas segregan una sustancia cerosa, la **cutina.**

La manera en la cual las células de guarda controlan la pérdida de agua de las hojas representa un ejemplo único de «Bio ingeniería». Las células de guarda tienen paredes más gruesas en las partes hacia el estoma que en las que quedan opuestas a él. (Ver la Fig. 9-8a). En presencia de la luz, la fotosíntesis se lleva a cabo en las células de guarda. A medida que se producen glucosa y otras sustancias osmóticamente activas, aumenta la presión de turgencia, y las células guardianas se encorvan. Como resultado, se abren los estomas (ver la Fig. 9-8b, c). Esto facilita la entrada de anhídrido carbónico y la salida de oxígeno y vapor de agua. La hoja es entonces, capaz de fotosintetizar más efectivamente. En la oscuridad, se suspende la fotosíntesis en las células guardianas. Como consecuencia, la presión de turgencia disminuye, y el resultado es un enderezamiento gradual de las células de guarda y el cierre del estoma.

Las hojas caen de los árboles en el otoño debido a la formación de una capa de **abscisión,** un grupo de células de paredes delgadas, débilmente unidas que se extienden a través de la base del pecíolo. La formación de esta capa debilita la unión entre el pecíolo y el tallo. La parte inmediata al tallo se convierte en algo semejante al corcho y forma una capa de protección que permanecerá en su sitio cuando se caiga la hoja. Después de que se ha formado la capa de abscisión, la hoja está unida al tallo solamente por los haces fibrovasculares. El viento se encarga de romper rápidamente esta unión y la hoja cae a tierra.

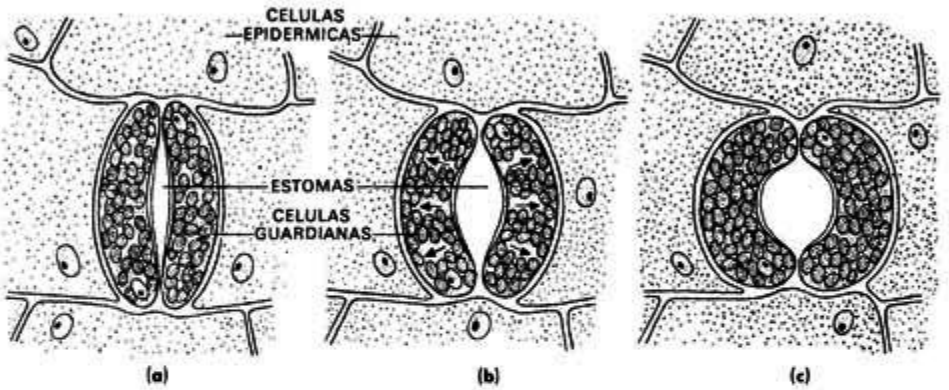


FIG. 9-8. Diagrama que muestra el funcionamiento básico de las células de guarda para regular el tamaño del estoma. Cuando las células guardianas, las únicas células epidérmicas que contienen cloroplastos, llevan a cabo la fotosíntesis, el azúcar producido en ellas hace que el agua de las células epidérmicas que las rodea entre a ellas. Como la pared interna de las células guardianas es más gruesa, las paredes celulares se hinchan desigualmente y en consecuencia se curvan. Como resultado, el estoma se abre más ampliamente de tal manera que se puede liberar el exceso de agua y se puede realizar el intercambio de gases.

9-7 TRANSLOCACION: EL MOVIMIENTO DE MATERIALES A TRAVES DE LA PLANTA

Translocación es el proceso de movimiento de materiales de una parte de la planta a otra. ¿Cuánta translocación se efectúa y cómo sabemos que se lleva a cabo?

El sistema de raíces fibrosas de una sola planta se puede dividir en dos mitades, y cada mitad se coloca en un recipiente diferente que contenga agua como se muestra en la Fig. 9-9. Uno de los recipientes contiene solamente agua destilada, mientras que el otro contiene fósforo radioactivo (P^{32}) en solución. P^{32} es un isótopo del fósforo no radioactivo (peso atómico 30,975). El fósforo radioactivo emite radiación de baja energía en la forma de partículas beta (β) (en realidad, electrones). Utilizando un contador Geiger, el cual es sensible a éste y a otros tipos de radiaciones, es posible determinar el recorrido del P^{32} a través de la planta. Los resultados de un experimento como éste, muestran que después de cierto tiempo (el tiempo depende del tamaño y el tipo de la planta, así como de ciertas condiciones del medio) el tallo y las hojas se vuelven radioactivas. Se puede, en realidad, seguir la onda de radioactividad a medida que ésta se mueve a través de la planta.

Más interesante, aún, es el hecho de que después de un corto tiempo, la radioactividad empieza a aparecer en las raíces expuestas solamente al agua corriente. Esto implica que el P^{32} ha entrado al tallo principal desde una mitad del sistema radical de la planta y ha sido transportado hacia abajo, o sea, de nuevo hacia las raíces, en la otra mitad. El hecho de que cierta radioactividad comienza a aparecer en la porción de la mitad izquierda del sistema radical *antes* de que pueda ser descubierta en las hojas, implica que, las sustancias no se tienen que desplazar hasta muy arriba en la planta para poder ser transportadas de nuevo hacia la raíz.

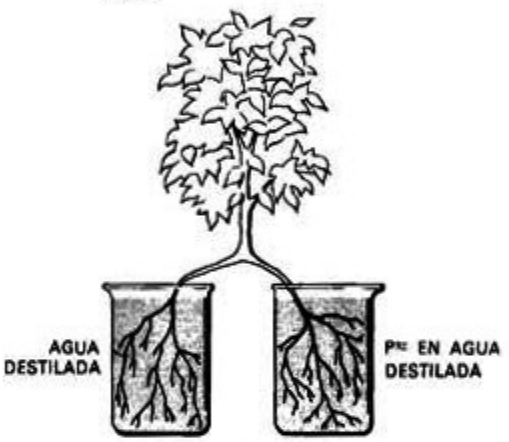


FIG. 9-9. Experimento para demostrar la translación de las sustancias disueltas a través de una planta completa. El fósforo radioactivo P^{32}, tomado en la porción derecha del sistema radical, se puede descubrir a través de la planta por medio de un contador Geiger.

Se ha dicho anteriormente que el xilema se relaciona principalmente con los movimientos ascendentes de los materiales, y el floema con los movimientos descendentes. Sin embargo, investigaciones recientes han mostrado que el proceso no es tan sencillo, esto es —xilema y floema no son tubos simples, ni conductos cerrados como es un sistema de plomería en un edificio. Podemos obtener una idea más exacta de la manera como ocurre el transporte en las plantas vivientes mediante la consideración de dos experimentos.

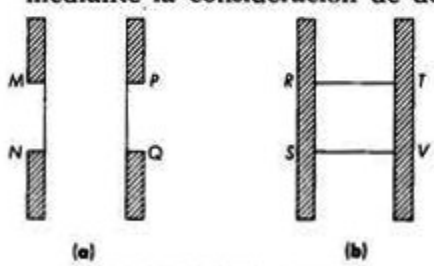


FIG. 9-10. Experimento para determinar la dirección de flujo de sustancias inorgánicas y orgánicas a través del xilema y del floema.

En la Fig. 9-10 se muestra en forma diagramática una serie de experimentos. En el primer experimento (Fig. 9-10a), se cortaron las regiones superficiales del tallo de la planta (Un proceso conocido como incisión anular); de esta manera, se eliminaron tanto el corcho como el floema. En el segundo experimento (Fig. 9-10b), se eliminó el xilema pero se dejó intacto el floema.

Se obtuvieron los siguientes datos:

1) Las sustancias orgánicas se acumularon principalmente en *M* y *P*, pero algunas se encontraron en *N* y *Q*. Esto era más notorio cuando *N* y *Q* estaban locali-

zados en una región en donde había hojas tanto por encima como por debajo de la incisión.

2) Las sustancias inorgánicas se acumularon sobre todo en *S* y *V*, pero algunas se acumularon en *M*, *P*, *N* y *Q*. Esto ocurrió sobre todo cuando *N* y *Q* estaban localizados en una región en donde había hojas tanto por encima como por debajo de la incisión.

¿Qué generalizaciones se pueden hacer a partir de estos datos? Primero, resulta obvio que los materiales inorgánicos son transportados principalmente a través del xilema. Está claro, además, que la dirección principal del movimiento a lo largo del xilema es ascendente. Segundo, podemos ver que el floema lleva tanto sustancias orgánicas como inorgánicas, y que la dirección principal de transporte en el floema es descendente. Sin embargo, como lo demuestran los datos, el floema también transporta materiales hacia arriba. Las sustancias como la glucosa se mueven desde una hoja más baja hasta una más alta o hasta una flor casi exclusivamente a través del floema, pero el transporte de glucosa desde las hojas hasta las raíces, en donde se almacena, también puede realizarse por el floema. Todavía se ignora cómo ciertos materiales pueden moverse hacia arriba y hacia abajo a lo largo del mismo elemento vascular.

Una segunda serie de experimentos, en los cuales se utilizó carbono radioactivo (C^{14})* como el material marcador, ayudó a mostrar la forma que pueden tomar los carbohidratos y otras sustancias orgánicas a lo largo de la planta. El C^{14} se puede dar a la planta en la forma de anhídrido carbónico ($C^{14}O_2$). La organización experimental para «alimentar» las hojas con anhídrido carbónico radioactivo se muestra en la Fig. 9-11.

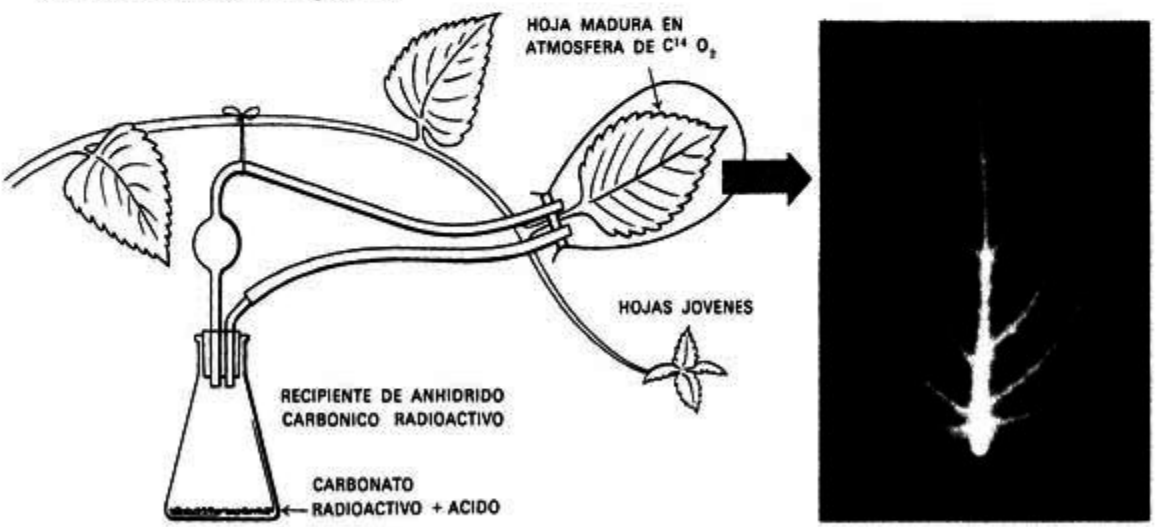


FIG. 9-11. El carbono radioactivo ($C^{14}O_2$) se suministra a las hojas de las plantas utilizando el aparato que se muestra en la figura. La planta incorpora el carbono radioactivo en los carbohidratos que produce mediante la fotosíntesis. El curso de estos carbohidratos «marcados» se puede seguir a lo largo de la planta ya sea con un contador Geiger o (de acuerdo con la figura de la derecha) por técnicas autorradiográficas. (Foto cortesía de Brookhaven National Laboratory.)

* El carbón normalmente tiene un peso atómico de 12.

Se expone una hoja a $C^{14}O_2$ por un corto período de tiempo. Esto permite que las moléculas de anhídrido carbónico radioactivo entren a la planta y sean incorporadas en compuestos específicos. Después de ocho a diez horas, se toman muestras de otras partes de la planta para determinar dónde se puede encontrar los azúcares radioactivos. A este fin se puede utilizar de nuevo el contador Geiger. Sin embargo, hay otra técnica muy utilizada. Se toman las hojas del tallo y se colocan entre las placas de una película fotográfica y se dejan así durante varios días. Las partículas β emitidas por el C^{14} en cada muestra reaccionan con la emulsión fotográfica para producir una mancha «revelada en la película. Si los átomos del carbono radioactivo están esparcidos a lo largo de toda la hoja, la forma de la hoja aparecerá como una imagen en la película. Esta imagen es una **autorradiografía** (Fig. 9-11, figura pequeña). Cuanto más clara o transparente sea la fotografía de la autorradiografía, mayor número de átomos de carbono radioactivo habrá en la hoja. Esta técnica tiene la ventaja de dar un registro preciso de los sitios exactos en donde están distribuídos los materiales radioactivos en la muestra. Por ejemplo, se puede mostrar que ciertas sustancias permanecen concentradas en el sistema vascular de la hoja (venas), mientras que otras sustancias se concentran más en las regiones no vasculares.

Si se expone al anhídrido carbónico radioactivo, una hoja joven en crecimiento, en la forma en que se describió antes, se observa que toda la radioactividad permanece en esa hoja. Las autorradiografías de otras hojas en el mismo tallo no muestran ninguna imagen. Los carbohidratos no se trasladan de una hoja en crecimiento porque todo el material nutritivo producido se necesita para el crecimiento de la misma hoja. Sin embargo, si exponemos una hoja madura a $C^{14}O_2$, encontramos que se traslada un poco del carbohidrato sintetizado. Las autorradiografías de otras hojas de la rama muestran que la mayor parte del carbohidrato trasladado por las hojas viejas pasa a las hojas jóvenes en desarrollo. A pesar de eso, la hoja madura que ha sido expuesta a $C^{14}O_2$ aun tiene bastante radioactividad, pero una cantidad considerable de los nuevos carbohidratos elaborados pasa a las hojas que están todavía en crecimiento. Esto constituye un beneficio definitivo para las hojas jóvenes, pues ellas no son capaces de producir el alimento suficiente para suplir sus propias necesidades sino hasta que logran un mayor desarrollo.

En la última parte de una estación de crecimiento, cuando todas las hojas están maduras, la dirección principal de la translocación de la glucosa es hacia las frutas que se están desarrollando y hacia la raíz. Es vital para la vida de la planta que se conserve una buena cantidad de carbohidratos para el año siguiente. Si la cantidad almacenada es inadecuada, la planta no es capaz de sobrevivir el comienzo de una nueva estación.

Es evidente, de acuerdo con la investigación anteriormente descrita, que una planta controla eficientemente los movimientos de material a través de sus partes. Al comienzo de la primavera, los carbohidratos ascienden desde la raíz hacia las hojas y las flores que se están desarrollando. Más tarde, cuando las hojas están maduras, elaboran carbohidratos que son transportados hacia los frutos en desarrollo. Además, algunos carbohidratos descienden a la raíz para servir de reserva durante la siguiente estación. La habilidad de una planta para regular la dirección en la cual las sustancias se transportan implica un alto grado de organización.

Todavía no se conoce completamente el mecanismo exacto por el cual se controla el flujo de materiales orgánicos como la glucosa.

9-8 TRANSLOCACION: MOVIMIENTOS A TRAVES DEL XILEMA

Por mucho tiempo los fitofisiólogos se han preguntado acerca de las fuerzas responsables del movimiento ascendente del agua a más de 100 metros en árboles como el pino Douglas o el pino silvestre gigante. Simples fuerzas físicas como la succión y la presión de aire no son suficientes. Una bomba de vacío, succionando aire desde la parte superior de un tubo de vidrio insertado en un balde de agua, no puede hacer subir una columna más allá de 10 metros. Sin embargo, el pino silvestre de California alcanza una altura de 10 veces este valor. Parece evidente pues, que debe haber varios factores relacionados con el movimiento ascendente del agua y de materiales disueltos a lo largo del xilema.

Uno de los factores más importantes es probablemente la **atracción que ejerce la transpiración,** o la **tensión del tallo.** La hipótesis de la tensión del tallo supone columnas de agua en el xilema que son atraídas hacia arriba por el vacío creado cuando el agua se evapora en las hojas. La fuerza que lo mueve, de acuerdo con esta idea, es una atracción desde arriba en lugar de un empuje desde abajo. ¿Qué evidencia existe en apoyo de esta hipótesis?

Un compuesto importante en la hipótesis de la tensión del tallo es una característica física del agua misma. Las propiedades de cohesión y adhesión están muy marcadas en las moléculas de agua. La **cohesión** es la tendencia de la molécula de una sustancia única a permanecer juntas y la **adhesión** es la tendencia de las moléculas de diferentes sustancias a adherirse unas a otras.

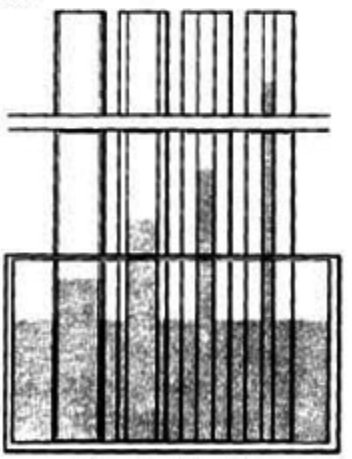


FIG. 9-12. Demostración de la capilaridad. Si el diámetro de un tubo es suficientemente pequeño, una columna de agua se puede mantener dentro de él debido a la adhesión y cohesión de las moléculas de agua.

Cuando una gota de agua se coloca en una superficie, sus moléculas tienden a unirse y a pegarse unas a otras, es decir, a asumir una forma esférica. Una fuerza opuesta, la gravedad, trata de esparcir la gota de agua sobre la superficie. El resultado es un balance de estas fuerzas, que da a la gota esa forma ovalada. Se cree que las propiedades cohesivas son un factor importante, permitiendo el transporte ascendente del agua a través del xilema de una planta. Algunas mediciones

han demostrado que una columna de agua, en un tubo delgado, hermético, puede tolerar una fuerza de atracción de 135 Kgs. por centímetro cuadrado sin romperse. Esta fuerza puede ser más que suficiente para levantar una columna de savia hasta la parte más elevada de los árboles más altos que se conocen.

Las moléculas de agua no solamente se adhieren unas a otras, sino que también se unen a muchas otras sustancias, como a las paredes de un recipiente de vidrio, o a las de una traqueida de xilema.* A medida que el diámetro del recipiente disminuye, el efecto se hace más pronunciado. Si el diámetro se reduce a un milímetro o menos, una columna de agua se puede mantener en un tubo sin que se necesite ninguna fuerza externa (Fig. 9-12). Este efecto, conocido como **capilaridad,** se produce por un efecto combinado de la adhesión y la cohesión.

Nótese que ni la adhesión ni la cohesión producen una fuerza suficiente para mover el agua hacia arriba. Estas fuerzas simplemente permiten que una columna de agua resista muchas libras de tracción sin romperse. Lo mismo que el hilo de una caña de pescar, la columna de agua en una planta puede soportar muchos hilos de presión; sin embargo, es el hombre que está pescando y el pez los que ejercen la fuerza.

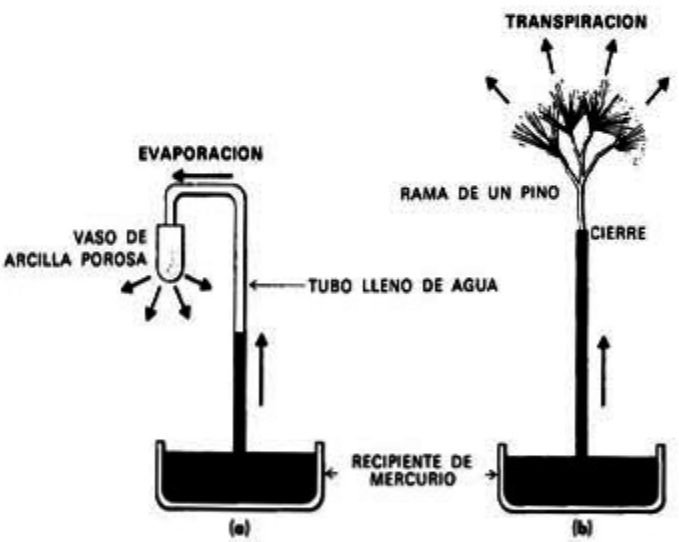


FIG. 9-13. El efecto de la fuerza ascendente ejercida por la transpiración está ilustrado por los esquemas de estos dos experimentos. En la parte (a) se llena de agua un tubo de vidrio y se coloca en un recipiente de mercurio. El otro extremo del tubo se cubre con un vaso de arcilla porosa que permita el paso de vapor de agua, pero no del líquido. La evaporación a través de este vaso eleva una columna de mercurio en el tubo de vidrio. En (b) la rama de un pino reemplaza al vaso poroso, y la evaporación de agua en las puntas del pino (hojas) mueve la columna de mercurio hacia arriba.

La poderosa tensión ascendente en las plantas parece originarse por la evaporación del agua en las hojas. A medida que el agua se evapora, se crea un vacío parcial y se eleva *toda* la columna de agua. No hay necesidad de utilizar la idea de una **presión en la raíz** (o sea, la presión osmótica del agua, que se difunde desde el suelo hasta los pelos radicales—véase la discusión más adelante) como una fuerza importante en el movimiento ascendente. En lugar de esto, de acuerdo con la hipótesis de la tensión en el tallo, a medida que se eleva la columna de agua, ésta atrae más agua de la raíz. Esto aumenta la diferencia en la presión de difusión

* Para observar este efecto, sosténgase un vaso de agua de tal manera que el ojo esté al nivel de la superficie del agua. A cada lado del vaso, nótese cómo la superficie se curva hacia arriba. Esto se debe a que las moléculas del agua se adhieren al vidrio.

entre la parte interna y la parte externa de la raíz. Como resultado, el agua se difunde más rápidamente desde el suelo hacia la planta.

La hipótesis de la tensión del tallo está corroborada por varios tipos de evidencia experimental. Una demostración que apoya esta hipótesis se muestra en el diagrama, en la Fig. 9-13. Se puede elevar una columna de mercurio a más de 30,5 ms. por la evaporación del agua en la parte superior de un tubo cerrado (Fig. 9-13a). Una rama de pino colocada y sellada en un sistema similar, es capaz de efectuar el mismo trabajo (Fig. 9-13b). Este modelo mecánico muestra, pues, que la presión ascendente ejercida por la evaporación puede producir suficiente presión para empujar el agua a una distancia considerable. Nótese que en el diseño experimental que se muestra en la Fig. 9-13b no hay una presión ascendente ejercida por las raíces.

Puesto que la hipótesis de tensión en el tallo está basada en la *presión* ejercida por el agua desde la parte superior, se puede predecir que las columnas de agua en el xilema permanecen bajo presión. Una banda de caucho estirada (también bajo presión) se contraerá cuando se corta. Un efecto similar se puede demostrar en las columnas de agua de los árboles. Como se esperaría de acuerdo con esta idea, cuando se expone y se pincha con una aguja fina un vaso transportador en una planta, la columna de agua se contraería. Esto es compatible con la idea de que la columna está bajo una fuerte presión.

Otro tipo de evidencia constituye, tal vez, el apoyo más definitivo a la hipótesis de la tensión en el tallo. D. T. MacDougal del Instituto Carnegie de Washington realizó un experimento ingenioso para probar una predicción. El razonó de la siguiente manera:

Hipótesis: *Si...* el agua que asciende por los troncos de los árboles está bajo presión,...

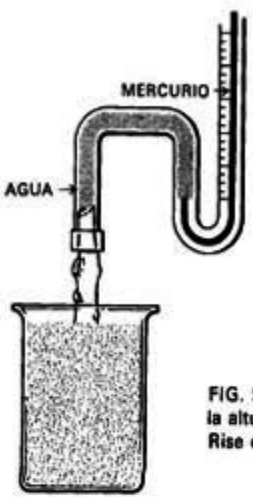
Predicción: *entonces...* la presión interna del agua en los vasos del xilema debe disminuir el diámetro del tronco del árbol.

MacDougal sabía que durante el día ascendía mayor cantidad de agua en el árbol que durante la noche. Durante el día el sol aumenta tanto la velocidad de fotosínstesis como de transporte. De aquí que, durante las horas en que el árbol está expuesto a la luz solar se libere una cantidad mayor de agua.

Para analizar esta predicción, MacDougal diseñó un instrumento muy sensitivo llamado el **dendrógrafo.** Este aparato tiene el poder de registrar cambios muy pequeños en el diámetro de los troncos durante un período de tiempo bastante largo. Una gráfica de estas mediciones muestra que el diámetro del tronco *realmente* disminuye durante el día y aumenta durante la noche. La predicción es verdadera y apoya aún más la hipótesis de la presión en el tallo.

La hipótesis de la tensión en el tallo no excluye otros factores, como el de la presión radical en el movimiento ascendente del agua. Sin embargo, es la única hipótesis que puede explicar tanto la distancia como la velocidad a la cual el agua sube a lo largo de la planta.

La presión radical no es más que la presión de difusión del agua a través de una membrana semipermeable. La mayor cantidad de azúcares y almidones en la raíz tiende a hacer que la concentración de agua sea menor dentro de la raíz que en



el suelo. Además de separar el agua de las raíces, la presión osmótica también tiende a mover el agua desde el suelo hacia la planta. El efecto conocido como sangría, que se observa muy comúnmente en las matas de uva, parece ser el resultado de la presión de la raíz. Al principio de la primavera, antes de la aparición de las hojas, se puede observar que la savia sale de las quebraduras o cortes en los tallos de las matas de uva. Las raíces se tornan activas, y la entrada osmótica fuerza la salida del agua a través de los lugares abiertos en las partes superiores de las plantas. El grado de presión que ejerce la raíz se puede calcular colocando un manómetro de mercurio en una sección sin ramas del tallo (Fig. 9-14).

FIG. 9-14. La presión de la raíz se debe a la entrada osmótica de agua en las raíces. En este experimento la altura de la columna de mercurio indica el valor de la presión radical. (Adaptado de V. A. Greulach, «The Rise of Water in Plants.» *Scientific American*, octubre de 1952, p. 79.)

Es probable que la presión de la raíz sea solamente un factor de menor importancia en el movimiento ascendente del agua. Pero puede crear una presión considerable. Se sabe, por ejemplo, que una solución 0,1 molar de azúcar dentro de una célula puede generar una presión de unas 2,6 atmósferas (más o menos 10,2 Kgs. por centímetro cuadrado) una temperatura de 25° C. Aunque ésta no es una presión suficiente para elevar el agua hasta la parte superior de las secuoias gigantes o de muchos otros árboles altos, sí puede ser de importancia considerable al mover el agua a través de pequeñas plantas.

9-9 TRANSLOCACION: MOVIMIENTO A LO LARGO DEL FLOEMA

Se posee menor conocimiento acerca de los movimientos de material en el floema que sobre el movimiento de material en el xilema. Una de las razones para que esto sea así es la dificultad para estudiar directamente el floema. Aún el tratar de insertar una micropipeta en las células del floema para obtener muestras de su contenido ocasiona una alteración en el funcionamiento normal de la célula. La célula punzada dejará de operar, cerrando las placas cribosas en ambos lados.

Recientemente, se ha tratado de eliminar esta dificultad empleando una nueva técnica. Se sabe que muchos parásitos se alimentan del contenido del floema de árboles y arbustos grandes. Uno de estos parásitos es el afidio *Longistigma caryae*, mostrado en la (Fig. 9-15 a). Este afidio inserta su estilete, una estructura alargada con la cual obtiene su alimento, a lo largo de la corteza de un árbol y dentro de una célula de floema (Fig. 9-15b). El estilete no parece alterar las funciones normales de la célula; el afidio se llena del rico contenido del floema y entonces se retira. Los biólogos han descubierto ahora que si anestesian un afidio que se está alimentando lo pueden decapitar y dejar el estilete todavía insertado en el floema. El material continúa saliendo del estilete por muchas horas después que se ha separado del cuerpo del insecto, lo que indica que el contenido de floema está bajo alguna presión. Estudios del contenido del floema colectado a través de estiletes de afidio,

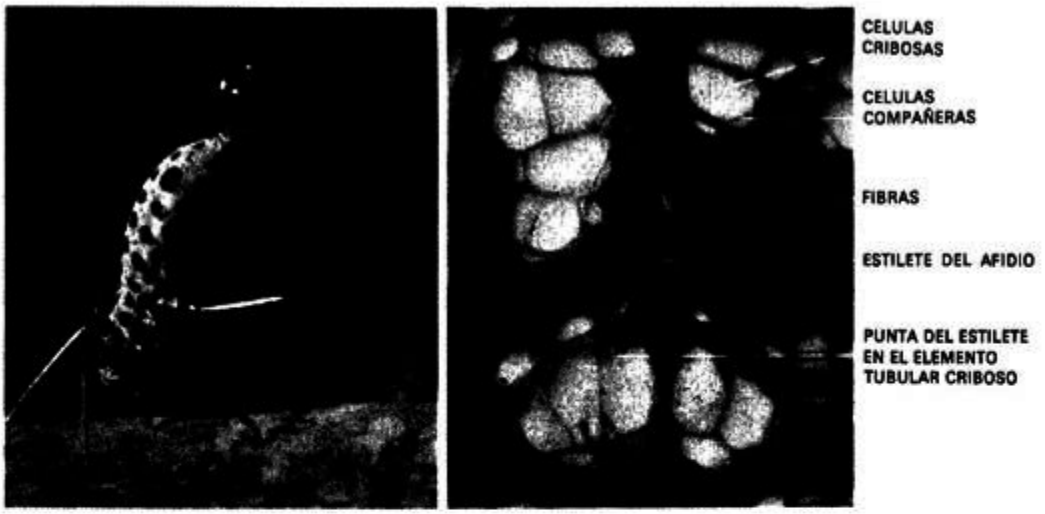


FIG. 9-15. (a) El afidio *Longistigma caryae* alimentándose del floema de *Tilia americana*. La gota de la solución de azúcar que se muestra aquí ha sido excretada por el insecto. (b) El estilete del afidio se puede ver insertado en una sola célula del floema. [De *Science* **133** (1961), 73. Cortesía de Martin H. Zimmermann.]

han revelado que el material producido durante la fotosíntesis, sale constantemente del floema para pasar a regiones en crecimiento o también bajar hacia la raíz. Se ha demostrado, además, que la velocidad máxima de transporte en el floema es de unos 50 a 100 cms. por hora. Es pues, mucho más lenta que la del xilema; éste conduce a una velocidad máxima de 60 metros (6.000 cms. o 200 pies) por hora.

Una teoría para explicar la fuerza responsable del movimiento descendente de agua y materiales en el floema sostiene que éste es el resultado de diferencias en las presiones osmóticas entre las hojas y las raíces. Los principios para esta teoría están diagramados en la Fig. 9-16. La Fig. 9-16 (a) muestra dos sacos, compuestos de membranas permeables solamente al agua y conectados por un tubo de vidrio. Un saco se llena con agua corriente, el otro con una solución concentrada de azúcar. El sistema se coloca entonces en agua. El agua tiende a pasar del recipiente al saco que contiene la solución de azúcar. Esto empuja una columna de agua a través del tubo de vidrio hacia el otro saco.

La Fig. 9-16(b) muestra este principio aplicado a una planta completa. Las hojas, llenas de carbohidrato, (producido en la fotosíntesis) representarían los sacos que contienen la solución concentrada de azúcar. Las células del floema pueden compararse con el tubo de vidrio, y las raíces con la membrana del otro saco. Debido a que las hojas están llenas de carbohidratos, pueden extraer agua del xilema. Esto, a su vez, produce cierta presión, haciendo que parte del agua se mueva hacia el floema. En razón a que el xilema siempre contiene más agua que el floema. el movimiento será siempre en la dirección de xilema a floema.

Esta teoría es aceptable en principio, pero tiene dos problemas. Primero, la fuerza necesaria para mover materiales a través de las aberturas en las placas cribosas a la velocidad que sucede en las plantas es mucho mayor que la que en realidad se observa. Segundo, esta teoría realmente no explica, el hecho discutido en la Sección 9-7 sobre el movimiento ascendente de los materiales a lo largo del

floema. Se pensaría entonces, que hay otros factores implícitos. Actualmente, los fitofisiólogos piensan que las células vivientes del floema ejercen algún control sobre este movimiento, tal vez a través de la abertura y el cierre de las placas en las paredes terminales de las células. Por último, algunos investigadores creen que potenciales eléctricos a través de las placas cribosas podrían producir la fuerza necesaria para el movimiento.

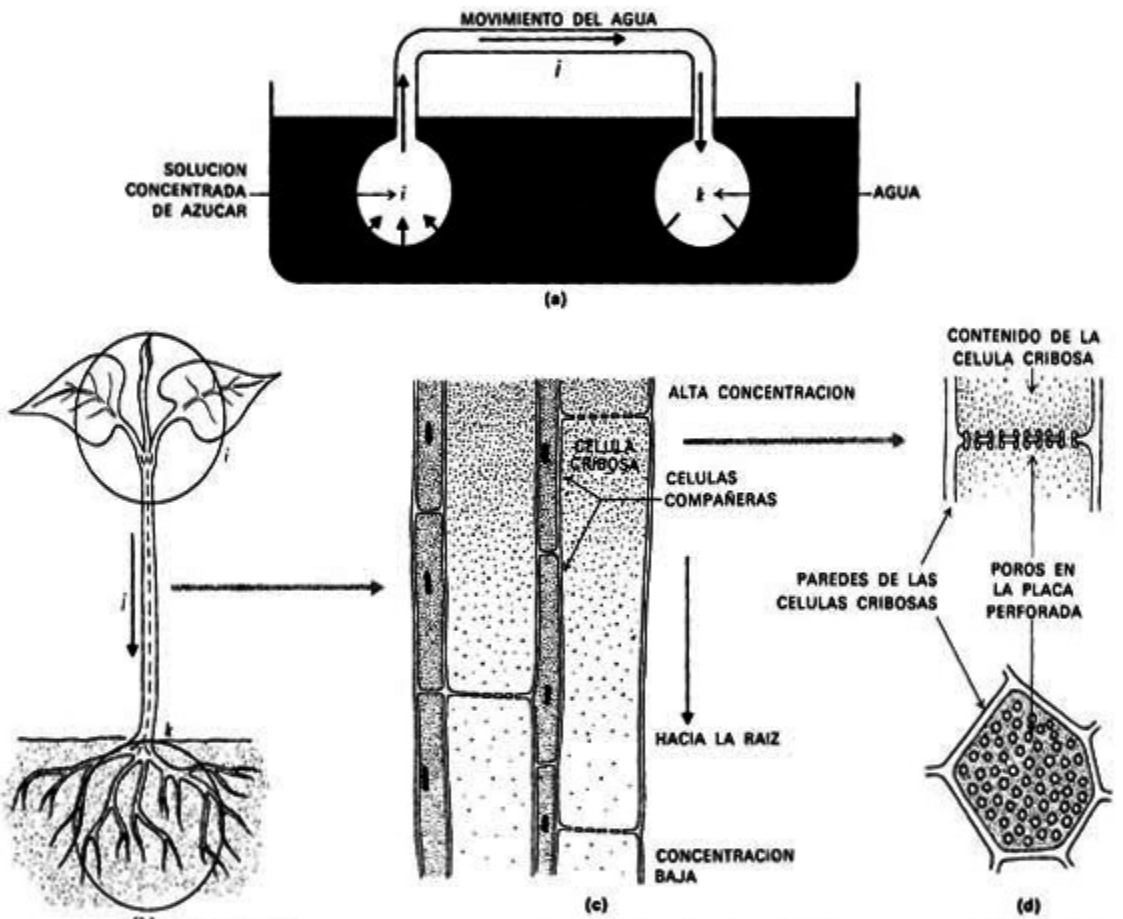


FIG. 9-16. Diagrama que muestra una teoría para explicar cómo los materiales se mueven de las hojas hacia las raíces a través del floema en una planta. (a) Un modelo mecánico mostrando la presión osmótica que se produce en *i*. (Adaptado de S. Biddulph y O. Biddulph «The Circulatory System of Plants». *Scientific American*, febrero de 1959, p. 49). (b) El sistema en acción en la planta completa. Aquí, *i* y *k* representan las hojas y raíces respectivamente, mientras que *j* representa el floema. (c) Detalle del floema, indicando las diferencias en concentración osmótica en un grupo de células. (d) Sección longitudinal de células del floema (células cribosas). Las paredes terminales de las células cribosas no están abiertas, sino que están llenas de pequeños poros o aberturas, de aquí el nombre de la célula.

9-10 HORMONAS Y LA RESPUESTA DE LAS PLANTAS: LAS AUXINAS

En las plantas, la coordinación de todas las actividades como son el crecimiento, la respuesta a estímulos externos, y la floración es producida por agentes químicos

conocidos como **hormonas.** Estas sustancias afectan ciertas reacciones químicas o alteran ciertas moléculas dentro de la célula. Hay dos clases principales de hormonas vegetales: las **auxinas** y las **giberelinas.** Ambos grupos de hormonas en parte fueron descubiertas casi por casualidad y ambos son sumamente importantes en los procesos de regulación del crecimiento en la mayoría de las plantas.

Las auxinas son sustancias poco comunes. A concentraciones bajas actúan como promotores de crecimiento. A concentraciones altas las mismas auxinas, a menudo, inhiben el crecimiento. Desde un punto de vista químico, hay tres auxinas * diferentes, sin embargo, todas están construídas según la misma estructura molecular. Es interesante notar que las auxinas se han aislado tanto de tejidos animales como de tejidos vegetales y que son constituyentes normales en la orina humana. Sin embargo, se desconoce el disgnificado de la auxina en los tejidos animales.

Uno de los trabajos experimentales que más tarde llevaron al descubrimiento de las auxinas fue el realizado en 1880 por Charles Darwin y su hijo Francis. Los Darwin se interesaron en descubrir porqué las plantas en crecimiento siempre se dirigían hacia una fuente de luz.

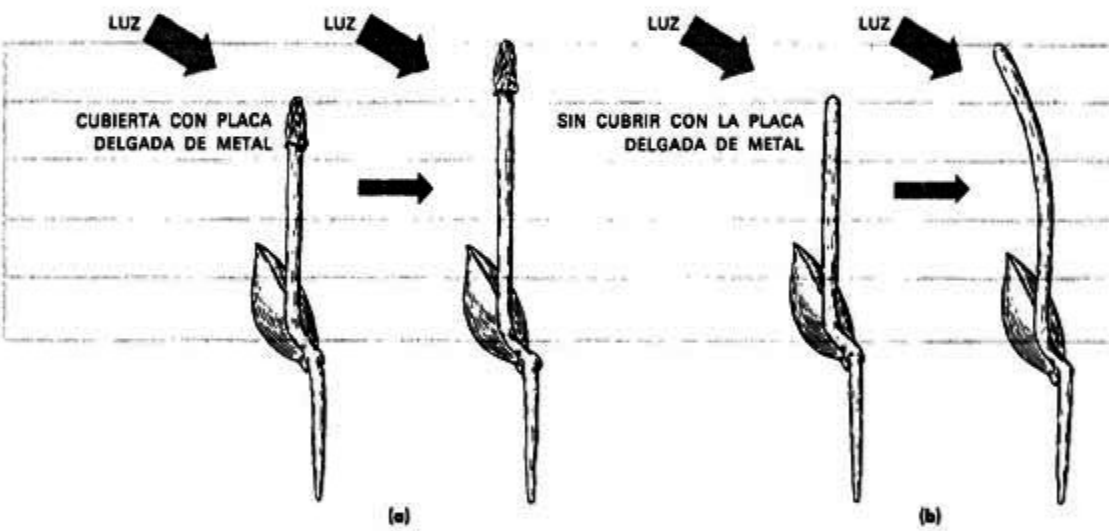


FIG. 9-17. El primer experimento de los Darwin. La punta de un tallo de una plántula de pasto canario *(Phalaris canariensis)* se cubrió con una placa delgada de metal. Esto resultó en la falta de respuesta a la luz por parte de la planta.

Usando plántulas del pasto canario *(Phalaris canariensis),* organizaron varios grupos experimentales como se muestra en la Fig. 9-17. Se dejó un grupo de semillas germinar normalmente. Estas sirvieron como control. Las puntas de los tallitos en los otros grupos se cubrieron con láminas delgadas de metal. Las plantas se colocaron cerca de una ventana de tal manera que recibieran luz desde una sola dirección. Después de un día se observó que las plantas que no tenían cubierta habían crecido hacia la luz. En cambio, las plantas que estaban cubiertas con láminas de metal, crecieron rectas; sin mostrar respuesta alguna al estímulo externo. De

* Estas son el ácido de indol[3]-acético y las auxinas *a* y *b*.

estos experimentos se supo con claridad que las puntas de la planta tenían influencia en la determinación de la reacción a la luz. Sin embargo, los Darwin no sabían, cómo se producía esta influencia.

Las respuestas de las plantas en crecimiento a los estímulos externos se conocen como **tropismos.** Un tropismo dado deriva su nombre del tipo de estímulo que envuelve. La respuesta a la luz, como en el caso anterior se llama **fototropismo.** La respuesta a la gravedad se conoce como **geotropismo,** y a una sustancia química, **quimiotropismo.**

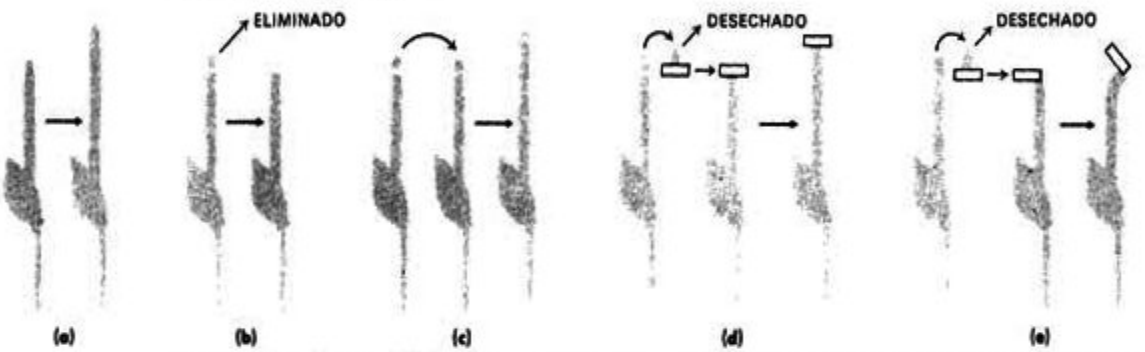


FIG. 9-18. Experimento de Fritz Went para mostrar que una sustancia promotora de crecimiento producida en el extremo del coleóptilo es responsable de la actividad que causa la flexión en las plantas. Sabemos que esta sustancia es una de las auxinas.

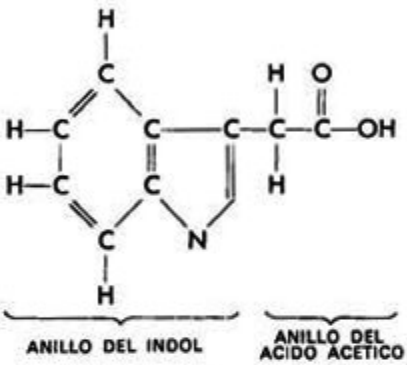
En el presente siglo, muchos investigadores han estudiado cómo se relacionan los tropismos en las plantas. Entre los experimentos más interesantes y concluyentes están los de Fritz Went, un botánico holandés que se trasladó más tarde a los Estados Unidos. Went experimentó con el coleóptilo de plántulas de avena. El coleóptilo es un órgano hueco, prácticamente cilíndrico, que cubre las hojas jóvenes de las plántulas de avena como si fuera una vaina. De su propio trabajo, así como del trabajo de investigadores previos, Went supo que cuando se quitan las puntas de los coleóptilos de avena, el tallo deja de crecer (Fig. 9-18a, b). Si se coloca de nuevo en el tallo la punta cortada, el crecimiento continuará (Fig. 9-18c).

Estos experimentos preliminares parecen sugerir una hipótesis: una sustancia reguladora del crecimiento de los tallos se produce en las puntas de los coleóptilos y se transmite desde allí a las partes bajas del tallo. Para verificar esta hipótesis, Went llevó a cabo un experimento muy importante. Quitó la punta del coleóptilo y la colocó en un bloque de agar o gelatina (Fig. 9-18d). El bloque de agar se colocó de nuevo en la plántula decapitada. Después de corto tiempo se reanudó el crecimiento. Esto parecía verificar la hipótesis de Went. Mostraba que lo que se estaba produciendo en la punta del tallo era transmitido a través del agar y estaba estimulando el crecimiento de la sección del tallo por debajo de él. Ahora era posible una predicción específica:

Hipótesis: *Si...* una sustancia promotora de crecimiento se produce en el coleóptilo y puede ser transmitida a través de un bloque de agar...

Predicción: *entonces...* colocando el bloque de agar de tal manera que cubra solamente la mitad de la superficie cortada del tallo, se esperaría que ese lado creciera más rápidamente.

Went llevó a cabo un experimento para verificar esta predicción (Fig. 9-18e). Los resultados muestran que la predicción era correcta. La curva formada en el tallo de la planta parece ser la resultante de una distribución desigual de la sustancia promotora de crecimiento, producida por la punta del coleóptilo. El trabajo de Went llevó al aislamiento químico y al análisis de esta sustancia. Dicha substancia vino a ser el ácido 3-indol acético (IAA para abreviar). IAA tiene la fórmula estructural que se muestra a continuación:



El descubrimiento de las auxinas abrió un nuevo campo en Biología: el estudio de las hormonas de las plantas. Investigadores recientes, sobre todo K. V. Thimann, de la Universidad de Harvard anteriormente, ha estudiado los efectos de la luz y otros estímulos sobre las respuestas del crecimiento. Thimann ha demostrado que, una planta, cuando crece en la oscuridad o se ilumina igualmente por todos los lados, distribuye auxina desde la punto del coleóptilo en una manera simétrica. Pero cuando el coleóptilo se expone a una luz unidireccional, hay una redistribución de auxinas. Thimann demostró esto en la forma siguiente:

Las puntas de los coleóptilos se colocaron en una cuchilla de afeitar de tal manera que la base de cada punta estuviera separada en dos partes (Fig. 9-19a, b). Las bases se colocaron entonces sobre bloques de agar—un bloque para cada mitad del coleóptilo. Algunas de las puntas se iluminaron desde ambos lados, otras se expusieron a una luz que venía de una sola dirección. (Todas las preparaciones anteriores al experimento se hicieron en un cuarto oscuro utilizando sola-

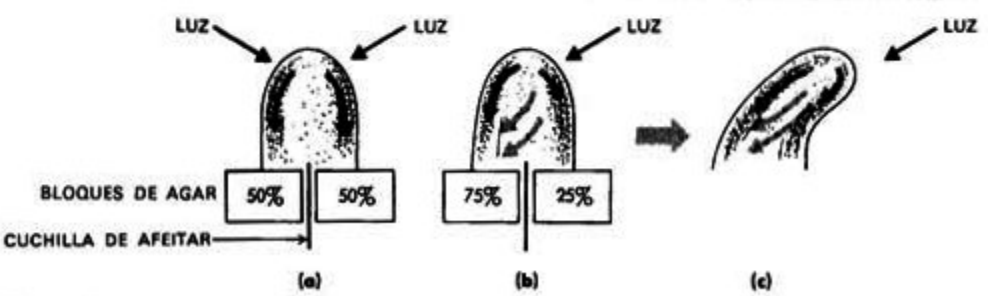


FIG. 9-19. Experimentos para mostrar que la luz causa una distribución desigual de auxina en los coleóptilos. (a) El grupo control iluminado desde ambos lados. (b) El grupo experimental iluminado solamente desde un lado. (c) Respuesta de crecimiento de un coléoptilo intacto, debido a la distribución de auxina. Los bloques de agar muestran las cantidades relativas de auxina que se difundieron desde la punta del tallo hacia ellos.

mente luz roja, a la cual los coleóptilos son insensibles.) Después de la exposición los coleoptilos se colocaron en la oscuridad por más o menos dos horas. Cuando se examinaron los bloques de agar, se observó que en el grupo control (luz de ambos lados), el contenido de auxina era igual en ambos bloques de agar. En cambio, en el grupo experimental, los bloques bajo las bases, que habían sido expuestas frente a la luz, tenían solamente un 25% de la hormona.

Estos resultados indicaron que la luz estimula una redistribución de la auxina. La forma por la cual ocurre esta redistribución no se conoce completamente, pero se piensa que es favorecida por una reacción lumínica en la cual interviene el pigmento **caroteno.** Por otro lado, hay una fuerte evidencia de que por lo menos en algunos casos, la luz puede convertir el IAA en una forma *inactiva*. De este modo, el lado iluminado del tallo, crecería más lentamente debido a que recibiría menos auxina activa que el lado colocado en la oscuridad.

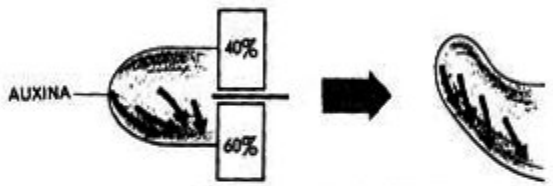


FIG. 9-20. La gravedad también parece afectar la distribución de auxina en los extremos de los tallos. Cuando un coleóptilo se coloca en una posición horizontal, la auxina se acumula en la parte inferior del tallo. Esta produce, entonces, un aumento de crecimiento en esta parte, haciendo que el tallo doble sus extremos hacia arriba. Es muy difícil, sin embargo, explicar el geotropismo positivo basándose en esta hipótesis.

La teoría de la distribución de la auxina es atractiva porque favorece la explicación de otros tropismos, tales como el geotropismo Si se coloca una plántula germinada en una posición horizontal, la punta de la raíz empieza a crecer hacia abajo y la punta del tallo hacia arriba (Fig. 9-20). Cuando el coleóptilo se coloca en una posición horizontal, la auxina se acumula en el lado inferior del tallo. El lado inferior del tallo crece más rápidamente y por lo tanto, hace que el tallo se curve y dirija hacia arriba (Fig. 9-21).

Sin embargo, la teoría tiene un inconveniente: no explica por qué las puntas de las raíces tienen el poder de crecer hacia abajo. Las células de la punta de la raíz responden a la auxina en un modo bastante diferente con respecto al de los tallos. Cuando la punta de una raíz se coloca horizontalmente, la auxina se acumula en el lado inferior, lo mismo que en el tallo. Pero aún así, en vez de promover un

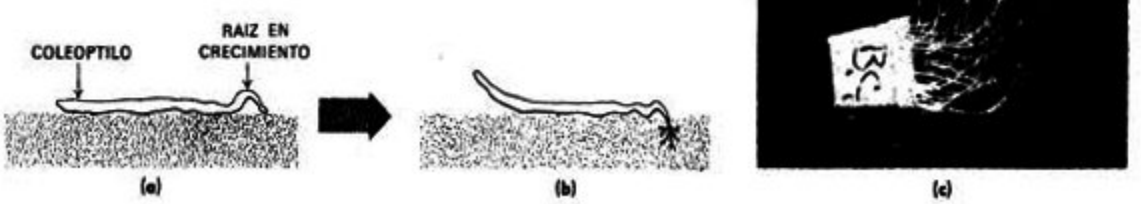


FIG. 9-21. El geotropismo en las plantas es la respuesta de las puntas de los tallos y de la raíz a la gravedad. El tallo muestra un geotropismo negativo; la raíz muestra un geotropismo positivo.

crecimiento de las células de la raíz, la auxina *inhibe* su crecimiento. Por tanto, el lado superior de la punta de la raíz crece más rápidamente que el lado inferior, y la punta de la raíz se dobla hacia abajo.

¿Por qué tienen las auxinas un efecto inhibitorio sobre las células de la raíz pero no sobre las células del tallo? El hecho no se ha explicado todavía, pero ilustra el que la misma hormona puede tener efectos bastante diferentes en tejidos diferentes del mismo organismo. El grado al cual un tejido puede responder a una determinada hormona depende de la naturaleza fisiológica del mismo tejido. Esto, a su vez, está determinado por la constitución genética de las células en ese tejido.

Debido a una similitud en estructura molecular, un cierto número de compuestos químicos que no están normalmente presentes en las plantas tienen efectos similares a los de las auxinas. Tales compuestos se sintetizan comercialmente y se usan ya sea para promover o para inhibir el crecimiento de las plantas. Probablemente la más familiar de estas auxinas artificiales es el 2,4-D (ácido 2,4 diclorofenoxiacético). En las plantas de hojas anchas el 2,4-D produce un crecimiento anormalmente rápido, y finalmente la muerte. La mayoría de los musgos, como el diente de león, tiene hojas anchas. Las plantas de hojas angostas, como los pastos, son inmunes a los efectos del 2,4-D porque tienen la maquinaria celular capaz de convertir esta sustancia en una forma inofensiva. Debido a su actividad diferencial, el 2,4-D es un eficaz mata-maleza en los campos de trigo y en los prados. Compuestos semejantes a las auxinas se usan también en jardinería para estimular el crecimiento de las raíces en estacas. El compuesto sencillamente se espolvorea en las terminaciones cortadas de las ramas, que se colocan luego en un suelo preparado. Las nuevas raíces principian a crecer a una velocidad rápida con las dosis contínuas de hormona.

9-11 LAS HORMONAS Y LA RESPUESTA DE LA PLANTA: LAS GIBERELINAS

Las giberelinas forman un segundo grupo importante de hormonas vegetales. Lo mismo que las auxinas, las giberelinas fueron descubiertas por observación casual. Antes de fines del siglo, un granjero japonés, cultivador de arroz, notó que algunas plántulas que crecían en los campos eran extremadamente largas. Parecía como si hubieran sido estiradas porque las separaciones entre los nódulos en el tallo eran sumamente exageradas. En 1926 se demostró que estas plántulas alargadas estaban infectadas por un hongo, *Gibberella fijikurai*.

¿Cuál es la relación entre la presencia del hongo y la extrema elongación del tallo en la planta? Un experimento interesante ayuda a contestar esta pregunta. El hongo *Gibberella* se puede aislar de plantas de arroz infectadas y cultivar en un medio artificial. Si se dan gotas del medio de cultivo libre de células a plántulas de arroz sanas, se produce un alargamiento. La fórmula estructural exacta para el agente activo, *ácido giberélico* no se determinó hasta 1955. Hoy se sabe que hay varios tipos de ácido giberélico llamados en general las giberelinas.

Las giberelinas y la mayor parte de las otras hormonas actúan en pequeñas cantidades dentro de la planta. ¡Algunos experimentos demuestran que las gibe-

relinas estimulan intensamente el crecimiento de botones en concentraciones tan bajas como una parte por billón! La relación entre una molécula de ácido giberélico y un billón de moléculas de agua es más o menos la misma que hay entre un segundo y 30 años. * Esto da la idea de lo diluída que puede ser una solución de estas hormonas y que aún así retienen su actividad. Debido a que ellas trabajan en cantidades tan pequeñas, es tentador pensar que las hormonas actúan de una manera similar a las enzimas (que también trabajan en cantidades muy pequeñas). Sin embargo, no hay evidencia que nos permita decir que las hormonas operan sobre moléculas de sustrato exactamente en la misma forma que lo hace una enzima. Aunque ahora hay cierta evidencia sobre el mecanismo químico de algunas hormonas animales (por ejemplo, insulina y adrenalina) se conoce mucho menos sobre cómo trabajan las hormonas vegetales. Este tópico brindará un área de investigación importante y excitante en los años venideros.

9-12 FOTOPERIODICIDAD: LA RESPUESTA DE LAS PLANTAS A LA DURACION DEL DIA

Desde principios de este siglo se sabía que tanto la germinación como el florecimiento en muchas plantas se controlan por medio de ciclos de luz y oscuridad a los cuales se exponen las plantas. Estas respuestas a la luz y a la oscurdiad se conocen como **fotoperiodicidad.** Las **plantas de días cortos** son aquéllas que florecen solamente si se exponen a ciclos de días cortos y de noches largas (duración del día no más de 8 1/2 horas). Generalmente florecen en la última parte del verano o del otoño o también a principios de la primavera. Las **plantas de días largos,** son en cambio exactamente lo contrario. Florecen solamente cuando se exponen a noches cortas y días largos. Por lo tanto, generalmente florecen en la mitad del verano. La soya, la bardana y los crisantemos son ejemplos de plantas de días cortos. La espinaca y el beleño son ejemplos de plantas de días largos. †

Recientemente, muchos fisiólogos vegetales se han preocupado en averiguar en qué forma los ciclos de luz y oscuridad pueden estimular respuestas específicas en las plantas como es el florecimiento. Las observaciones parecen sugerir que la longitud del día es el factor crucial. A partir de esta hipótesis, se pueden hacer las siguientes predicciones:

Hipótesis: *Si...* la longitud del día es el factor crucial en la regulación del proceso de florecimiento,...

Predicción: *entonces...* el mantener una planta en la oscuridad durante todo el día debe inhibir el florecimiento.

Experimentos a este efecto fueron completamente negativos. Sin embargo, el experimento inverso dio resultados positivos. Una planta de días cortos, sometida a centelleos de luz (a menudo solamente uno fue suficiente) durante la noche, dejó de florecer, a pesar de que la duración del día fue apropiada. También se pudo hacer

---

* De J. van Overbeek, *Lore of Living Plants* (New York: Scholastic Book Services, 1964), p. 116.

† El tomate es un ejemplo de una planta neutra al día. El tiempo de florecimiento no está determinado por ciclos de luz y oscuridad.

florecer, fuera de la estación, cuando se acortó el día y se alargaron las noches. De la misma manera, las plantas de días largos (que normalmente florecen en primavera o verano), se podían hacer florecer en el invierno, si se les daba un breve intervalo de luz durante una larga noche de invierno. *

¿Cuál es el mecanismo que implica este proceso? Está claro para los biólogos, que la duración del día en sí misma no es realmente importante. Lo que sí parece tener importancia es la duración de la noche. Los nombres «plantas de días largos» y «plantas de días cortos» son realmente inapropiados. Por esto se ha desarrollado la siguiente hipótesis, para explicar la respuesta fotoperiódica.

La luz actúa sobre algún compuesto fotorreceptivo, iniciando una reacción química que se completa en la oscuridad. Ahora se ha aislado de las hojas de plantas de días largos un compuesto conocido como **fitocromo,** que es receptivo a la luz roja de una longitud de onda muy específica. El análisis ha mostrado que al absorber la luz roja, las moléculas de fitocromo toman una segunda forma. Esta segunda forma puede convertirse de nuevo en el fitocromo original por irradiación de luz infrarroja. Las dos formas de fitocromo se numeran de acuerdo con la longitud de onda específica que absorbe cada una de ellas. La que absorbe luz roja se llama P_{660}. La forma que absorbe luz infrarroja se llama P_{735}.

Al final de un período de oscuridad, todos los fitocromos en la planta están en la forma 660. La luz solar que contiene luz roja, convierte todos los fitocromos de la forma P_{660} a la forma P_{735}. Al final del día, por lo tanto, la planta contiene solamente P_{735}. La reformación de P_{660} a partir de P_{735} ocurre relativamente despacio. Parece entonces, que la *velocidad* con la cual el P_{735} se convierte en P_{660} proporciona a la planta un «reloj» para medir la duración del período de oscuridad. La velocidad varía de una planta a otra. El período de oscuridad efectivo para cualquier planta puede ser perfectamente el tiempo requerido para la conversión de todo el P_{735} a P_{660}. El posible mecanismo del fitocromo se muestra a continuación en forma esquemática:

Una luz brillante en la mitad del período oscuro hace que una planta responda como si el período de oscuridad fuera corto.

Los floricultores y agricultores usan la técnica de interrumpir la duración normal de la noche para inducir el florecimiento de las plantas (o la germinación) fuera de la estación regular. Este es el caso, por ejemplo, de cómo las ponsetas se hacen florecer en tiempo de Navidad y los lirios en Semana Santa. Pero aunque se conocen las aplicaciones prácticas de las respuestas la fotoperiodicidad las bases teóricas son en gran parte, todavía un misterio. No existe evidencia todavía que demuestre cómo la conversión de P_{735} a P_{660} estimula el sistema hormonal que es finalmente el responsable del florecimiento de la planta o la germinación de la semilla. Se

* Experimentos como éste se llevan a cabo en invernaderos, algunos de los cuales tienen iluminación natural (techos de vidrio), mientras que otros tienen luz artificial. En los últimos, desde luego, es posible controlar a voluntad los ciclos de luz y oscuridad.

requiere una labor exhaustiva en este campo a fin de comprender exactamente el mecanismo en acción.

9-13 CONCLUSION

En este capítulo se han estudiado la estructura y función de varias partes de las plantas con semillas. En base a sus diferencias anatómicas se ha distinguido entre dos grandes grupos de plantas con flores: las monocotiledóneas y las dicotiledóneas. Se ha estudiado en cierto detalle, la fisiología de las plantas con flores, y se ha visto que el funcionamiento total de un organismo necesita la actividad integrada de varios procesos parciales.

El movimiento ascendente de agua a lo largo del xilema es el resultado del funcionamiento conjunto de tres órganos principales de las plantas: la raíz, el tallo y las hojas. La raíz se encarga de empujar por medio de la presión osmótica, la entrada de agua desde el suelo por los pelos radicales. Las hojas se encargan de halar mediante el efecto de transpiración. El tallo, por medio de las propiedades de cohesión y de adhesión del agua y del pequeño diámetro de los túbulos del xilema, ayuda a mantener la columna de agua mientras que ésta se eleva a grandes alturas. En una forma similar, el proceso de fotosíntesis depende de una actividad coordinada, puesto que puede ocurrir solamente si las raíces absorben agua y si el anhídrido carbónico entra a través de las hojas.

Muchas actividades complejas de la planta tales como crecimiento, la respuesta a la luz y a la gravedad, y el florecimiento están bajo el control de las hormonas de las plantas. El efecto de estas hormonas depende de la naturaleza fisiológica de los tejidos. Los dos tipos principales de hormonas vegetales son las auxinas y las giberelinas. La respuesta fotoperiódica depende de un compuesto fotorreceptivo en las hojas que de alguna manera favorece la respuesta de la hormona que actúa sobre el botón de la flor.

La interacción de muchas partes es característica no solamente de las plantas superiores que hemos estudiado en este capítulo, sino también de las plantas inferiores y de todos los animales.

EJERCICIOS

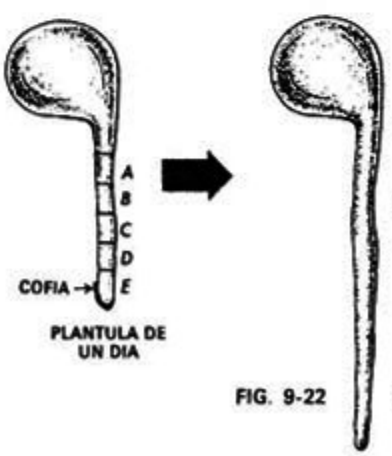


FIG. 9-22

1. Cuando una planta de un día de edad (Fig. 9-22) crece durante un día más, ¿cuál de las regiones marcadas entre *A* y *E* esperaría Ud. que mostrara la mayor cantidad relativa de crecimiento? ¿Por qué?
2. ¿Cómo compararía Ud. la estructura interna de la raíz con la del tallo? ¿Cómo muestran estas diferencias las funciones especializadas que realizan cada uno de estos órganos?
3. Una vez se publicó una historieta en la cual se mostraba que un hombre se había quedado dormido en una hamaca suspendida entre dos árboles relativamente pequeños. En otro cuadro de la misma historieta se mostraba a dicho hombre despertando 20 años más tarde y encontrándose en su hamaca a una altura de 4,57 ms. de la tierra. Critique estos cuadros de acuerdo con lo que Ud. sabe ahora sobre el crecimiento de las plantas.
4. ¿Cómo se producen los anillos anuales en las plantas leñosas?

5. Describa brevemente los tres factores que se cree que son responsables del movimiento ascendente del agua a lo largo del árbol. ¿Qué factores están relacionados con el movimiento descendente?
6. Se ha demostrado que cuando la pérdida de agua de un árbol es superior a la absorción de agua, la circunferencia en el tronco disminuye. Teniendo en cuenta los conocimientos acerca del mecanismo de transporte del agua, sugiera por qué se debe llevar a cabo esta disminución.
7. Mencione algunas de las diferencias importantes entre monocotiledóneas y dicotiledóneas.
8. Para cada una de las siguientes condiciones, diga si se esperaría que las células guardianas de la hoja estuvieran: 1) completamente abiertas; 2) parcialmente abiertas; 3) completamente cerradas.
   a) Atmósfera muy húmeda, una gran cantidad de agua en el suelo, gran cantidad de luz solar.
   b) Atmósfera seca, suelo bastante húmedo, bastante luz solar.
   c) Atmósfera seca, poca humedad en el suelo, nublado.
   d) Atmósfera húmeda, suficiente cantidad de agua en el suelo, nublado.
9. ¿Por qué los términos plantas de días cortos y plantas de días largos son realmente inapropiados?

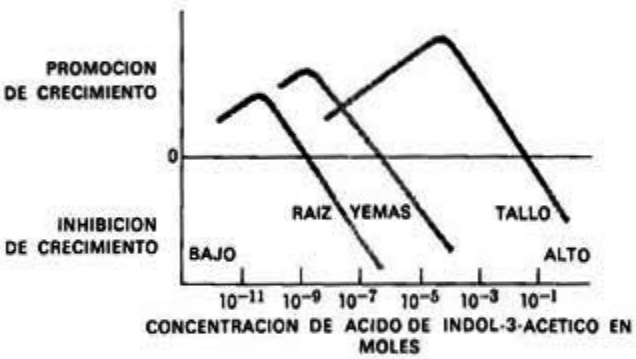


FIG. 9-32

La Fig. 9-23* muestra aproximadamente el nivel de concentración para la promoción o la inhibición del crecimiento por las auxinas en diferentes órganos vegetales de la cebada. La línea horizontal marca el cero e indica un punto en el cual ni se favorece ni se inhibe el crecimiento. Los números 10^{-7}, 10^{-8} etc. indican por cada minuto fracciones o cantidades muy pequeñas de las hormonas de crecimiento; 10^{-7} es igual a 1/10.000.000; 10^{-8} es igual a 1/100.000.000, etc. Cantidades tan pequeñas deben descubrirse por medio de un tipo especial de análisis químico. Evalúe las conclusiones en los ejercicios 10 a 15 de acuerdo con la clave siguiente:

A. Los datos apoyan esta conclusión.
B. Los datos refutan esta conclusión.
C. Los datos no apoyan ni refutan esta conclusión.

10. La mejor concentración de auxinas para el crecimiento de las raíces está entre 10^{-9} y 10^{-8} molal.
11. Hay concentraciones de auxina que pueden promover el crecimiento de los tallos, pero al mismo tiempo, de alguna manera, inhiben el desarrollo de las yemas.
12. La mejor concentración de auxinas para el crecimiento de los botones (flores inmaduras) inhibiría el crecimiento de los tallos.
13. La producción de auxinas en la yema terminal favorecería el crecimiento de las yemas laterales.
14. Una concentración de auxinas de 10^{-2} molal en el tallo, haría que la punta de éste se dirigiera hacia abajo al colocarlo en una posición horizontal.

---

* Adaptado de K. V. Thimann «On the Nature of Inhibitions Caused by Auxin.» *American Journal of Botany* **24** (1937), p. 411.

15. La mejor concentración de auxinas para el crecimiento de flores está, aproximadamente, entre 10^{-4} y 10^{-3}.

16. Observe la gráfica de la Fig. 9-24, que muestra la relación entre la concentración osmótica fuera de la célula y la cantidad de crecimiento. Explique esta gráfica teniendo en cuenta las ideas que se tienen sobre la influencia de la auxina en el crecimiento de los tejidos vegetales.

FIG. 9-24

LECTURAS SUGERIDAS

BILDDULPH, S., y O. BIDDULPH, «The Circulatory System of Plants». *Scientific American*, febrero de 1959, p. 44. Un artículo breve, bien escrito, que revisa el conocimiento general sobre cómo ocurre la translocación.

BUTLER, W. L., y R. J. DOWNS, «Light and Plant Development». *Scientific American*, diciembre de 1960, p. 56. Este artículo se relaciona con la historia de los fitocromos. Describe en una forma muy clara como se desarrolló la hipótesis sobre la acción de los fitocromos.

GALSTON, A. W., *The Life of the Green Plant* (Englewood Cliffs, N. J.: Prentice-Hall, 1961). Un folleto corto y conciso sobre algunos problemas de fisiología vegetal. Este libro trata de células vegetales, fotosíntesis, necesidades minerales, crecimiento de plantas, diferenciación y función de las hormonas. Tal vez sea el mejor tratado introductorio de lectura fácil. Valioso también para estudiantes avanzados pero no cubre el tema tanto como el de Steward, que se menciona posteriormente.

GRUELACH, V. A., «The Rise of Water in Plants». *Scientific American*, octubre de 1952, p. 78. Este artículo se relaciona con problemas de la presión radical y la fuerza de transpiración.

JACOBS, WILLIAM P., «What Makes Leaves Fall?» *Scientific American*, noviembre de 1955, p. 82. Este artículo discute el papel de las auxinas en la caída de las hojas durante el otoño.

KOLLER, D., «Germination». *Scientific American*, abril de 1959, p. 75. Este artículo discute algunos de los factores relacionados con la inducción de la germinación. Incluye también una discusión sobre las auxinas relacionadas con este proceso.

Plant Life (New York: Simon & Schuster, 1957). Este es un libro de *Scientific American* que contiene separatas de muchos artículos relacionados con fisiología y genética de plantas. Fácil de leer, pero algunos artículos contienen material ya superado.

SALISBURY, FRANK B., «Plant Growth Substances.» *Scientific American*, abril de 1957, p. 125. Una revisión general de la función de las auxinas y las giberelinas.

SCOTT, BRUCE I. H., «Electricity in Plants.» *Scientific American*, octubre de 1962, p. 107. Discute el descubrimiento de fenómenos eléctricos que se suponen asociados con varios procesos vegetales. El autor formula la hipótesis de que estas corrientes eléctricas, de alguna manera, afectan el desarrollo y crecimiento de las plantas.

SHOKEN, V., «The Auxins», in *Plant Life* (New York: Simon & Schuster, 1957). Véase una referencia anterior en este libro. Shoken describe cómo se descubrieron las auxinas y cómo se ha llevado a cabo la investigación sobre ellas. Se refiere particularmente a la respuesta fototrópica.

STEWARD, F. C., «The Control of Growth in Plant Cells.» *Scientific American*, octubre de 1963, p. 104. Este artículo discute algunos problemas de cómo se lleva a cabo la diferenciación en las células vegetales y cómo pueden «dediferenciarse» las células especializadas.

STEWARD, F. C., *Plant Life* (Reading, Mass.: Addison-Wesley, 1964). Sin duda alguna es el mejor de los tratados cortos de anatomía y fisiología vegetal, tratadas en conjunto. Bien presentado con ilustraciones excelentes y claras.

WENT, FRITZ, *The Plants* (New York: Time, Inc., 1963). Una de las publicaciones especiales de la revista *Life* en historia natural; este libro discute la anatomía y fisiología vegetal lo mismo que la evolución vegetal. Está bellamente ilustrado, bien escrito y poco técnico.

WENT, FRITZ, «Plant Growth and Plant Hormones», en *This is Life*, ensayos en biología moderna editado por Johnson y Steere (New York: Holt, Rinehart and Winston, 1962). Un ensayo excelente que resume la mayor parte de las conclusiones importantes que se han hecho hasta hoy sobre las hormonas y sobre la manera como trabajan.

ZIMMERMANN, M. H., «How Sap Moves in Trees.» *Scientific American*, marzo de 1963, p. 133. El artículo es excelente y describe los experimentos que utilizan afidios decapitados para la colección del material del floema. El artículo presenta también un resumen de las teorías relacionadas con el movimiento de materiales tanto en el xilema como en el floema.

ZIMMERMANN, M. H., «Movement of Organic Substances in Trees.» *Science*, **133** (3446), 13 de enero de 1961, p. 73. Una descripción original del trabajo de Zimmermann para extraer sustancias del floema con la ayuda de afidios. Este trabajo es más detallado que el artículo anterior, pero contiene muy buenos datos sobre cómo al quitar las hojas de un árbol se afecta la velocidad y el tipo de sustancias que se mueven en el floema.

CAPITULO 10

FISIOLOGIA ANIMAL I: LA INGESTION DE ALIMENTOS Y SUS TRANSFORMACIONES

10-1 INTRODUCCION

Cualquiera que haya disecado, aunque sea el organismo más simple, no deja de quedar impresionado por el alto grado de organización que se observa. En los animales superiores, es verdaderamente sorprendente el grado de complejidad en las adaptaciones estructurales para la digestión, circulación, movimientos, recepción de estímulos, y control de condiciones internas. El propósito de los siguientes capítulos es examinar algunos aspectos de la fisiología animal al mismo tiempo que se darán algunas ideas sobre cómo se han obtenido los conocimientos actuales en este campo. En los capítulos anteriores se puso de relieve la complementaridad entre la estructura y la función en las plantas superiores. En el presente capítulo se prestará atención particularmente a este problema pero en relación con los animales superiores, incluyendo al hombre.

10-2 DIGESTION

En el capítulo primero se explicó que la vida sin energía es imposible. No hay ningún sistema viviente que pueda permanecer vivo por mucho tiempo sin algún tipo de combustible —el alimento— que lo mantenga vivo. Se llama **ingestión** al hecho de tomar el alimento y la preparación de ese alimento para el uso del organismo se llama **digestión.**

El primer proceso, la ingestión, puede variar ampliamente entre formas diferentes de organismos. La amiba organismo unicelular, ingiere alimento en cualquier punto de su membrana plasmática; la mayoría de los animales superiores

ingieren alimentos a través de una abertura especializada, o boca. Sin importar los medios, el resultado final es el mismo—la toma de materiales primarios para la digestión y finalmente su asimilación en el material viviente del mismo organismo.

La digestión puede variar también entre diferentes especies de animales. Algunas formas de digestión, cómo las de la amiba o la esponja, son **intracelulares;** el alimento pasa directamente al citoplasma de la célula y es atacado químicamente por enzimas digestivas. Sin embargo, la regla en animales superiores y en muchos animales inferiores es que la digestión sea **extracelular.** En este caso, las células glandulares especializadas secretan enzimas digestivas que se ponen en contacto con el alimento, el cual, durante los procesos de digestión, generalmente se confina por algún medio a una área específica del cuerpo. En los animales superiores, el estómago y los intestinos llevan a cabo esta función de confinamiento. Después de digerido el alimento se absorbe y se distribuye a otras células del cuerpo.

Ya ha quedado implícito que, la digestión es esencialmente un proceso químico. No obstante, no es solamente esto. La digestión mecánica, o sea, la reducción física del alimento ingerido a masas menores, es también importante. Esta reducción permite que una mayor área superficial del material alimenticio sea expuesta a las enzimas facilitando, así, la acción de éstas. Los instrumentos más conocidos de digestión mecánica en los animales son probablemente los dientes, pero hay muchos otros. Los pájaros, que no tienen dientes, maceran el alimento en el buche, un saco muscular que a menudo contiene pequeñas piedras.

Un cambio de gran importancia en la evolución de los animales fue la alteración que sufrió el sistema digestivo al pasar de un sistema de una abertura a uno de dos. Un animal como la hidra, con un sistema digestivo que tiene una sola abertura, debe eliminar el material no digerido a través de la misma abertura por la cual tomó el alimento. Esto implica una mezcla de alimentos no digeridos con alimentos no digeribles, lo cual trae consigo una considerable ineficiencia en la utilización de las enzimas digestivas. El sistema de dos aberturas acabó con esta ineficiencia. La digestión puede avanzar como si pasara por una línea de ensamblaje. Este sistema es sumamente ventajoso en la digestión de moléculas alimenticias grandes y complejas. Las proteínas, por ejemplo, se descomponen primero en proteosas y peptonas, más tarde en péptidos, y estos péptidos, a su vez, son convertidos en aminoácidos. En un sistema digestivo de dos aberturas, las enzimas apropiadas se secretan en puntos diferentes a lo largo de la ruta. Por lo tanto, las enzimas que descomponen las proteínas grandes en pequeñas proteosas y peptonas se secretan al principio del tuvo digestivo. Las enzimas que transforman las proteosas y peptonas en péptidos se secretan un poco más allá en el sistema digestivo. La ruptura de los péptidos en aminoácidos ocurre aún más allá, en el aparato digestivo. El sistema digestivo humano (Fig. 10-1) es un buen ejemplo de la organización eficiente de los órganos y glándulas digestivas.

Aunque el alimento ingerido contiene una gran variedad de minerales, vitaminas, y unos pocos compuestos orgánicos, sus componentes principales son los carbohidratos, grasas y proteínas. Los primeros de éstos, son la fuente primaria de energía para la mayoría de los organismos y pueden constituir el 80% de la dieta.

A pesar de las diferencias considerables en la estructura molecular de los carbohidratos, grasas y proteínas, la digestión de estas tres clases de materiales nu-

tritivos se lleva a cabo a través del mismo proceso químico, la **hidrólisis.** La hidrólisis comprende la ruptura de enlaces químicos fundamentales a través de la adición química de una molécula de agua. Esta adición produce unidades más pequeñas como resultado de la ruptura de la molécula en cuestión. El proceso de hidrólisis se puede representar diagramáticamente en la siguiente forma:

La hidrólisis procede liberando espontáneamente, a medida que se forma, una pequeña cantidad de energía calórica. Sin embargo, las enzimas digestivas (una específica para cada reacción) aumentan considerablemente la velocidad de reacción, rebajando la barrera de energía que debe escalarse antes de que se desencadene la reacción. Muchas enzimas digestivas son altamente específicas para la sustancia sobre la cual actúan (su **substrato). La maltasa,** por ejemplo, catalizará solamente la reacción que convierte a la maltosa en glucosa; la **sacarasa** catalizará solamente la reacción que convierte la sacarosa en glucosa y fructosa.

Aún con la catálisis enzimática, el medio del canal digestivo ejerce gran influencia sobre las reacciones de hidrólisis de la digestión. Al igual que la mayoría de las reacciones orgánicas, tienen una temperatura óptima a la cual se realizan más fácilmente. Otro factor importante es el pH. La enzima **pepsina** producida en el estómago, trabaja mejor en un medio bastante ácido (un pH2). La enzima **tripsina,** secretada por el páncreas en el duodeno, trabaja mejor en un medio ligeramente básico (un pH8).

Los productos finales de la digestión deben reunir dos cualidades: primero, deben ser suficientemente solubles para que puedan absorberse y transportarse en la sangre; segundo, deben tener dimensiones moleculares lo suficientemente pequeñas para poder pasar a través de las paredes del canal digestivo. En el caso de carbohidratos, los productos finales de la digestión, son generalmente azúcares simples, como la glucosa y fructosa. En las grasas, los productos finales son el glicerol y los ácidos grasos. En el caso de las proteínas las unidades finales son los aminoácidos.

Varias glándulas y otros órganos accesorios están íntimamente asociados con los procesos digestivos. Las glándulas salivales secretan la saliva en la boca. La saliva contiene **amilasa,** una enzima que comienza la hidrólisis del almidón, convirtiéndolo en el disacárido maltosa. El hígado secreta **bilis,** que entra al tubo digestivo (vía vesícula biliar) al nivel del duodeno. La bilis contiene sales que tienen un efecto emulsificante sobre las grasas. La emulsificación disgrega las gotas grandes de grasa en pequeñas gotas, haciéndolas más fácilmente accesibles a la acción de la **lipasa,** que es la enzima producida en el páncreas cuya función es hidrolizar las grasas. Las sales biliares también aumentan la solubilidad de los ácidos grasos en el agua. Estas sales tienen el mismo efecto sobre sustancias que, como la vitamina K, son necesarias en la coagulación de la sangre.

El páncreas es, tal vez, la glándula digestiva más versátil, pues produce tres enzimas diferentes. Estas son: la lipasa, única enzima que digiere grasas; la amilasa, que se encarga de continuar la hidrólisis de los almidones que se inició en la boca; y el **tripsinógeno,** una forma inactiva de la enzima tripsina. La tripsina con-

vierte proteínas, preteosas y peptonas en péptidos. (Si el páncreas produjera tripsina, en lugar de tripsinógeno, pronto se digeriría a sí mismo). Después de que el tripsinógeno entra en el canal digestivo a través del conducto pancreático, al nivel del duodeno, la enzima **enteroquinasa,** secretada por la pared intestinal, convierte el tripsinógeno en tripsina.

No solamente las glándulas salivales, el hígado y el páncreas tienen funciones glandulares, esta función la tiene, además, casi todo el canal digestivo. Desde el esófago hasta el ano, se produce mucus en unas células epiteliales glandulares especializadas. El mucus ayuda a la lubricación y por lo tanto reduce la fricción

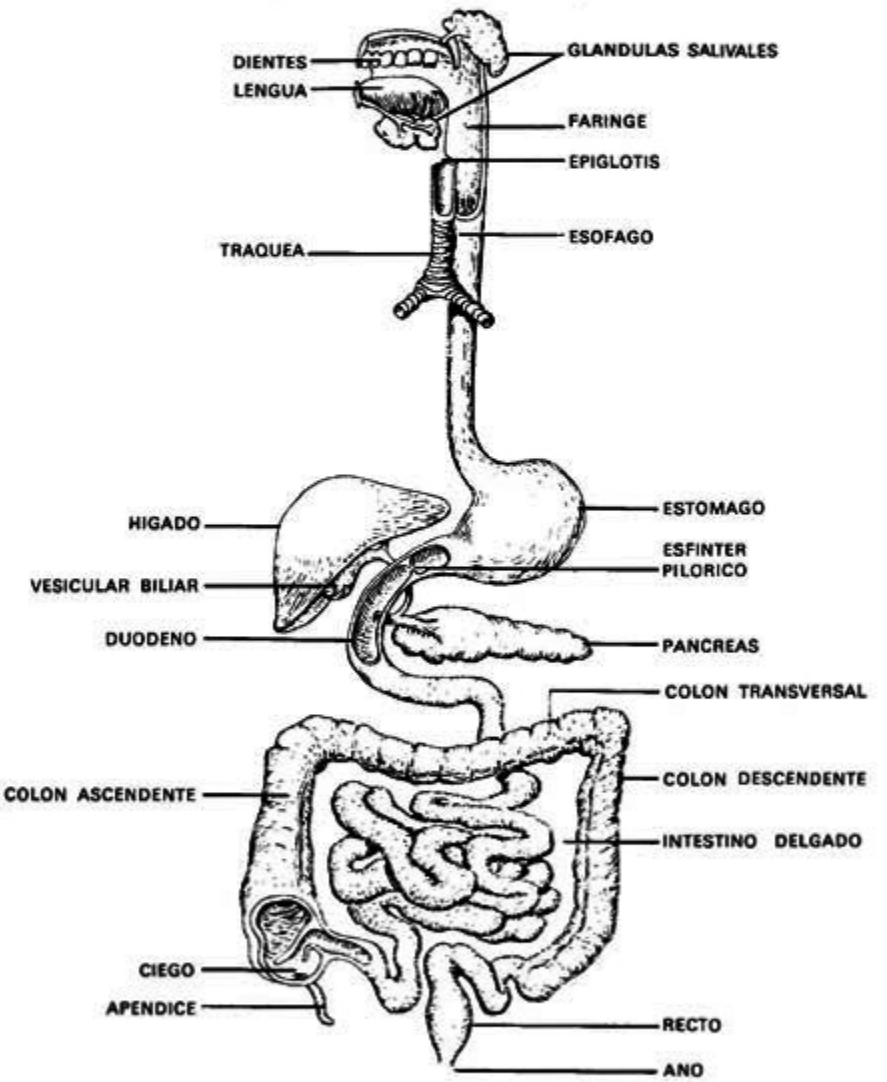


FIG. 10-1. El sistema digestivo de los mamíferos, tomando aquí como ejemplo el del hombre, es algo así como un sistema de ensamblaje. Las enzimas secretadas por los varios órganos descomponen progresivamente las sustancias alimenticias en subunidades moleculares más y más pequeñas.

entre la masa alimenticia y las paredes del tubo digestivo. Las paredes del estómago secretan ácido clorhídrico (que destruye bacterias, disuelve minerales, y establece un pH óptimo para la actividad de la pepsina), el **pepsinógeno** (que, cuando se convierte por acción del ácido clorhídrico en una enzima activa, la pepsina, comienza la digestión de las proteínas, convirtiéndolas en lás unidades moleculares inmediatamente siguientes en tamaño, las proteosas y/o peptonas), y la **renina** (que coagula las proteínas de la leche). Para completar el proceso digestivo, el intestino delgado produce muchas otras enzimas además de la enterokinasa.

El intestino delgado es la región en donde ocurre una mayor absorción de alimentos. Con raras excepciones (los alcoholes son una de ellas), ningún alimento se absorbe en el estómago. El análisis químico de los materiales extraídos de las primeras porciones del intestino delgado muestra que hay presente una cantidad considerable de materiales nutritivos; el mismo análisis hecho en materiales tomados de las últimas partes del intestino delgado muestra que lo que queda de ellos es casi nada. De acuerdo con esto, el trabajo final de la última porción del sistema digestivo, no está aparentemente relacionado con la digestión, sino más bien con la preparación del material no digerible para su eliminación. Este constituye esencialmente el trabajo del colon o intestino grueso. En éste último, se reabsorbe la mayor parte del agua, la cual pasa al torrente circulatorio. El material restante consiste en su mayor parte de bacterias y materiales no digeribles, como la celulosa. En el colon, se encuentran gran número de bacterias, donde éstas encuentran un ambiente apropiado: tibio, húmedo y oscuro para vivir. Estas bacterias pueden, en realidad, beneficiar a su huésped, al producir vitaminas que se pueden absorber y utilizar.

Las relaciones entre las bacterias y la celulosa en el canal digestivo de los animales herbívoros, como el ganado, es de suma importancia. Las bacterias que se encuentran allí producen **celulasas,** enzimas capaces de descomponer la celulosa en los monosacáridos de los cuales se compone. Por lo tanto, la mayor parte del material vegetal con el que se alimentan estos animales puede asimilarse como material corpóreo y tal vez más tarde a nuestro cuerpo. Sin estos animales herbívoros —o mejor, sin sus bacterias intestinales— no podría utilizarse esa vasta fuente de energía proveniente de la celulosa de las plantas.

10-3 LA DIGESTION: TECNICAS DE ESTUDIO

La investigación científica sobre la digestión se remonta a muchos años atrás. El científico italiano Spallanzani se brindó él mismo como conejillo de indias para estudiar la digestión en el estómago. Spallanzani ingirió jaulas de alambre muy pequeñas dentro de las cuales había colocado esponjas. Después de que las esponjas habían tenido el tiempo necesario para absorber el jugo gástrico, él recuperó las jaulas por medio de una cuerda que había atado a ellas. Spallanzani encontró que este jugo era capaz de digerir las porciones magras de la carne (proteínas).

Como con la mayoría de los sistemas, el conocimiento de la anatomía del sistema digestivo se adquirió a través de la disección. La fisiología digestiva, sin embargo, no se puede atacar tan fácilmente. La información obtenida mediante los reportes

clínicos es, desde luego, de bastante ayuda. Sin embargo, los experimentos controlados no se pueden llevar a cabo en seres humanos. A menudo, es pues necesario, extrapolar el conocimiento que se adquiere en estos estudios a los seres humanos.

Los fisiólogos del sistema digestivo notaron casi desde el principio, que cuando se ponía a un animal hambriento en presencia de alimento, el estómago comenzaba a secretar jugo gástrico. ¿Qué factores inician la secreción gástrica? Es razonable proponer la hipótesis de que el sistema nervioso del animal que ve o huele el alimento produce impulsos involuntarios que son llevados al estómago, el cual comienza entonces a secretar jugo gástrico. Trabajando con perros, el fisiólogo ruso Pavlov, analizó experimentalmente la hipótesis del impulso nervioso como una explicación para la secreción del jugo gástrico en el estómago:

Hipótesis: *Si...* la secreción del jugo gástrico se debe a impulsos que proceden del sistema nervioso,...

Predicción: *entonces...* al cortar los nervios que van al estómago se debe ocasionar un cese en la secreción del jugo gástrico.

Sin embargo, después de la cisura de los nervios, la secreción del jugo gástrico solamente se redujo a tres cuartos de la cantidad original. Por tanto, la hipótesis tenía que ser modificada; evidentemente el sistema nervioso ejerce solamente un control parcial sobre la secreción del jugo gástrico.

¿Qué otros factores podrían jugar un papel en la iniciación de la secreción del jugo gástrico? Pavlov propuso la hipótesis de que una hormona podría estar relacionada con este control; la entrada de alimentos en el estómago podría causar la liberación de una hormona en el torrente circulatorio. Esta hormona actuaría junto con los nervios que inervaban el estómago para estimular la secreción del jugo gástrico. Pavlov diseñó un experimento ingenioso:

Hipótesis: *Si...* el torrente circulatorio libera una hormona en conjunción con los nervios gástricos que actúa en la estimulación de la secreción de jugo gástrico,...

Predicción: *entonces...* la sangre de un perro que se ha alimentado recientemente, al circular en la de otro perro que no ha sido alimentado debe producir secreción de jugo gástrico en el segundo animal.

Se anestesiaron y se unieron los torrentes circulatorios de dos perros. Uno de ellos acababa de comer. La predicción de la hipótesis se verificó: el segundo perro secretó jugo gástrico. Puesto que el sistema nervioso del segundo perro no funcionaría en esta secreción de jugo gástrico, se podría anticipar que solamente se produciría un 75% de la secreción normal. Esta predicción también se verificó.

¿Cómo se sabe que no es algún producto de la digestión que al ser absorbido, causa la secreción del jugo gástrico? Si este fuera el caso, la inyección de este producto en el torrente circulatorio iniciaría la secreción del jugo gástrico. Esto no sucede. Por otra parte, cuando se inyecta en el torrente circulatorio el extracto de la mucosa gástrica sobre el cual han actuado los productos de la digestión de las proteínas, se induce secreción de jugo gástrico en el estómago. Este resultado está de acuerdo con la hipótesis de Pavlov. También lo está un experimento en el

cual se transplanta un pedazo de pared estomacal con los vasos sanguíneos intactos, a la piel del mismo organismo. El transplante comienza a secretar jugo gástrico casi inmediatamente después de que las sustancias proteicas están en el estómago.

Trabajos posteriores demostraron que cuando el alimento entra al estómago, las células glandulares de la pared del estómago producen una hormona (la **gastrina**). La gastrina es liberada en el torrente circulatorio, por el cual viaja por todo el cuerpo. Cuando vuelve al estómago, estimula la secreción de jugo gástrico en las glándulas del estómago.

No hace falta decir, que ninguno de estos experimentos de laboratorio ha sido realizado en seres humanos. Sin embargo, muy pocos dudarían de que la gastrina juega un papel similar en la fisiología digestiva humana. Tal vez, éste sea el momento oportuno para agregar unas pocas palabras en defensa de los biólogos y en contra de las protestas de los antivivisección ionistas, quienes sostienen que tales experimentos constituyen una crueldad para los animales. Los antivivisección ionistas habrían protestado sin duda en contra de los experimentos realizados por Pavlov. Estaría de más pues, el mencionar los evidentes beneficios que proporciona a la humanidad la comprensión de fenómenos fisiológicos tales como la secreción gástrica, puesto que los antivivisección ionistas piensan que los beneficios obtenidos por el hombre no justifican el uso de otros animales en experimentos como los de Pavlov. Los antivivisección ionistas tejen no obstante, sobre bases falsas sus acusaciones de crueldad para con los animales: al hacer los cargos, demuestran una ignorancia total de los métodos científicos. Es lógico, por ejemplo, que el éxito de un experimento como el de Pavlov, dependa casi totalmente de que los animales estén en unas condiciones tan naturales como sea posible; cualquier incomodidad experimentada por los animales es una variable que podría influir definitivamente sobre los resultados. Por razones puramente académicas, entonces, (por no decir nada de las humanitarias), la presencia de dolor en tales experimentos es una variable en la cual el fisiólogo experimental a menudo invierte un tiempo considerable y esfuerzo por eliminarla.

Desde el momento que el alimento entra en el canal digestivo hasta que sale, sufre una gran cantidad de movimientos mecánicos. Algunos de estos movimientos contribuyen a la ruptura de la masa alimenticia ingerida y a exponer mayor parte de su superficie a los jugos digestivos. Otros movimientos, llamados movimientos **peristálticos** contribuyen al desplazamiento de la masa alimenticia a lo largo del tubo digestivo. Tales movimientos se pueden percibir ya sea por observación directa de los órganos en un animal cuya cavidad abdominal se ha expuesto quirúrgicamente, o llenando los órganos de una sustancia opaca (como el sulfato de bario) y observándola con los rayos X. Una tercera técnica que se puede usar para estudiar peristalsis, ya sea en el esófago o en el estómago, es la introducción dentro de estos órganos de un balón de caucho parcialmente inflado y unido a un tubo hueco (Fig. 10-2). Cualquier contracción peristáltica causa un aumento en la presión del aire dentro del balón, que se puede registrar en un manómetro de mercurio y/o en un quimógrafo. Una gran parte del trabajo en el campo de la fisiología digestiva ha sido dirigido hacia el estudio de las causas del movimiento de los órganos del sistema digestivo. El acto de tragar, por ejemplo, inicia la peristalsis en el esófago. ¿Qué es lo que controla la deglución? ¿los nervios? ¿las hormonas?

¿o algo diferente? Es posible comenzar formulando una hipótesis en relación con la primera de estas posibilidades:

Hipótesis: *Si...* la deglución está controlada por los nervios,...

Predicción: *entonces...* al cortar los nervios que inervan la región relacionada con la deglución se impedirá su ocurrencia.

Esta predicción se verificó experimentalmente; los animales experimentales en los cuales los nervios en cuestión se habían cortado no fueron capaces de tragar. Observaciones clínicas de pacientes humanos que no tenían estos nervios, ya sea por accidente o por enfermedad, proporcionaron una mayor evidencia en apoyo de la hipótesis sobre los nervios; estas personas no eran capaces de tragar.

Una persona normal, puede, desde luego, tragar casi a voluntad. Esto sugiere que, el hecho de tragar está bajo el control consciente del sistema nervioso (en contraposición con los órganos, que como el corazón, no lo están). Sin embargo, un mayor trabajo experimental ha sembrado dudas sobre esta suposición. Si artificialmente se estimulan los nervios apropiados, el acto de deglutir ocurre automáticamente. Esto indica, que aunque la deglución está bajo el control del sistema nervioso, se trata de una acción **refleja,** esto es, no está necesariamente bajo el control del cerebro.

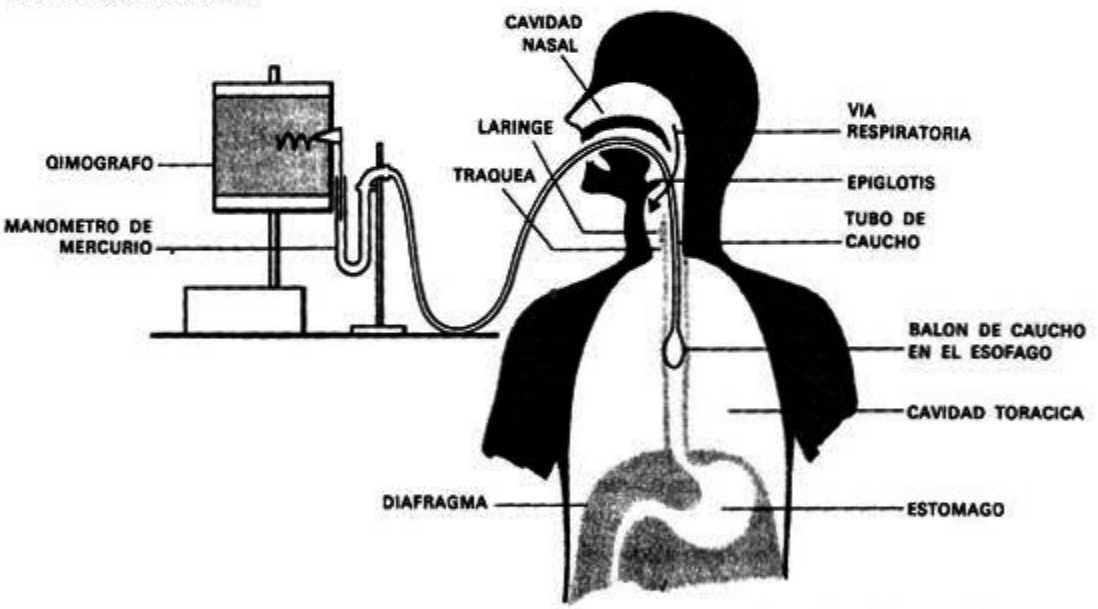


FIG. 10-2. Insertando un balón parcialmente inflado en el esófago o en el estómago es posible obtener medidas cuantitativas de las contracciones de estos órganos.

La deglución es mucho más compleja de lo que se puede pensar. Envuelve los músculos de la lengua, la boca, la faringe, la laringe y el esófago, cada uno de los cuales debe relajarse y contraerse en un momento determinado y en el orden correcto. A primera vista, la anatomía de la parte superior del tubo digestivo, da la impresión de estar diseñada para producir una asfixia. La abertura de la tráquea es más grande que la del esófago, y se podría pensar que al tragar el alimento,

éste pasaría más fácilmente a través de ella. Sin embargo, «irse por el camino viejo» ocurre muy rara vez. El examen anatómico de los cadáveres humanos y de los animales experimentales revela la presencia de una lengueta (la **epiglotis**) la cual, cuando se dobla hacia abajo bloquea efectivamente la abertura de la tráquea. Es pues, razonable formular la hipótesis, de que la epiglotis funciona de esta manera durante la deglución. Estudios sobre el reflejo de deglución en animales anestesiados apoyan esta hipótesis. Pero puesto que el descenso de la epiglotis es un proceso prácticamente mecánico, podríamos suponer que hay un sistema más seguro de prevención contra la posibilidad de que el alimento entre al sistema respiratorio; especialmente si se tiene en cuenta el hecho de que una porción de alimento, aunque sea muy pequeña para causar ahogo, podría sin embargo, ocasionar una seria infección bacteriana en el sistema respiratorio. Debe pues pensarse en otra explicación para este hecho que ocurre con extremada limitación.

Se sabe que la deglución es una acción refleja en la cual actúan ciertos nervios; por esto, es razonable proponer la hipótesis de que los mismos nervios que inician el reflejo de deglución también envían al centro respiratorio, en el cerebro, impulsos que inhiben la respiración mientras que pasa el alimento. Tal hipótesis se puede verificar fácilmente mediante algunos experimentos:

Hipótesis: *Si...* el reflejo de la deglución incluye el envío de impulsos al cerebro que inhiben la respiración...

Predicción: *entonces...* el estímulo continuo de los nervios que causan el reflejo de la deglución en un animal anestesiado, debe continuar inhibiendo la respiración, aunque se impida que la epiglotis cierre la abertura en la tráquea.

Los resultados experimentales apoyan esta hipótesis.

Puesto que conocemos el papel activo que juegan los nervios en la parte superior del canal digestivo, es razonable formular la hipótesis de que los nervios que inervan la parte inferior del tubo digestivo desempeñan funciones similares. Anatómicamente, el estómago y los intestinos están inervados por dos grupos de nervios. El estímulo experimental de uno de estos grupos de nervios en un animal anestesiado produce un aumento en la actividad del estómago y de los intestinos; la peristalsis y los otros movimientos característicos aumentan. El estímulo del otro grupo de nervios tiende a inhibir estos movimientos. Estas observaciones preliminares apoyan la hipótesis de que la función de estos nervios en esta región es la misma que la de otros nervios de la región faríngeo-esofágica Sin embargo, para comprobar adecuadamente esta hipótesis, se tuvo que llevar a cabo un experimento definitivo:

Hipótesis: *Si...* los movimientos del estómago y de los intestinos están controlados enteramente por nervios como es el caso en los movimientos del reflejo de deglución,...

Predicción: *entonces...* cortando todos los nervios que van al estómago y al intestino se impedirá que ocurran estos movimientos.

Los resultados experimentales contradicen esta hipótesis. A pesar de cortar los nervios, los movimientos digestivos (ligeramente modificados) ocurren todavía.

Más aún, porciones asiladas del intestino continúan contrayéndose cuando se colocan en un medio apropiado. Por lo tanto los movimientos en esta área deben ser controlados en una forma bastante diferente a la de la parte superior del esófago.

La disección microscópica revela respuestas parciales a las preguntas sugeridas por estos resultados experimentales. Las paredes del estómago y del intestino encierran un grupo complejo de células nerviosas interconectadas. Tales complejos se encuentran también en las paredes del cuerpo de ciertos animales primitivos. A pesar del hecho de que estos animales no tienen un encéfalo, o un sistema nervioso central, las paredes de sus cuerpos son capaces de contracciones rítmicas. Parece razonable formular la hipótesis de que un sistema de control similar, puede estar relacionado con los movimientos del estómago y del intestino, en los animales superiores. Aunque teóricamente, se pueden diseñar experimentos para comprobar esta hipótesis, no es posible aún separar la red nerviosa de los músculos lisos del estómago y paredes intestinales sin dañarlos hasta el punto de que pierden la habilidad de contraerse. He aquí un ejemplo (uno entre muchos) en el cual la prueba crucial de una hipótesis debe aguardar el desarrollo de nuevas técnicas y habilidades experimentales y nuevas habilidades técnicas.

10-4 UN CASO DE ABERTURA Y CIERRE

El paso de alimentos desde el estómago hacia el duodeno presenta otro problema al fisiólogo de la digestión. La válvula pilórica está formada por un músculo que tiene la forma de un anillo (el **esfínter muscular).** Cuando este músculo se contrae, impide efectivamente que el contenido del estómago pase al duodeno. Cuando el estómago está lleno, la válvula pilórica se abre intermitentemente permitiendo que un flujo de material alimenticio semilíquido pase al duodeno.* Lógicamente, es importante que para que se lleve a cabo la digestión gástrica adecuada, el esfínter pilórico debe permanecer cerrado la mayor parte del tiempo. Obviamente, también es importante que la válvula se abra ocasionalmente para permitir que se efectúe el proceso digestivo en la parte baja del tubo digestivo. Desde luego, la pregunta sería: ¿Qué factores controlan la abertura y el cierre del esfínter pilórico?

Las observaciones experimentales preliminares revelan los siguientes hechos:

1) La naturaleza física del contenido del estómago tiene influencia sobre la abertura o el cierre de la válvula pilórica. El agua pasa del estómago al duodeno durante los primeros diez minutos después de haberse tomado. Los alimentos sólidos, en cambio, pueden hallarse en el estómago cinco horas después de haberse deglutido.

2) La fuerza de las contracciones peristálticas del estómago parecen ser un factor influyente. Las contracciones débiles del estómago tienen poco efecto, pero las ondas poderosas de contracciones peristálticas abren el esfínter inmediatamente antes de que la onda de contracción llegue a la válvula.

---

* El lector puede recordar el orden de los hechos (establecido por los experimentos de Bayliss y Starling y descritos en el Capítulo 4) que ocurren cuando el alimento del estómago se pone en contacto con la pared duodenal.

3) Hay una diferencia considerable de pH entre el medio del canal digestivo en el lado gástrico de la válvula pilórica y en el del intestinal de ella. Como se dijo antes, el primero es bastante ácido, más o menos un pH2. El último es ligeramente básico, entre pH7 y 8. Estos límites de pH están correlacionados con el pH óptimo para el funcionamiento de las enzimas que digieren proteínas. Cuando se introduce ácido en el duodeno en una parte inmediatamente después del esfínter, la válvula se cierra. Cuando se introduce una solución básica en la misma región, la válvula se abre.

Estas observaciones (particularmente la última) sugiere una hipótesis muy interesante en relación con los factores que controlan la abertura y el cierre de la válvula pilórica. Los fuertes movimientos peristálticos del intestino hacen abrir la válvula. Esto permite que un chorro de fluido ácido pase hacia el duodeno induciendo el cierre de la válvula. Sin embargo, gradualmente el fluido ácido se neutraliza con la bilis y el jugo pancreático que son básicos. Por tanto, el músculo del esfínter se relaja y la válvula pilórica se abre de nuevo. Más fluido ácido fluye a través de ella y el ciclo se repite. Esta es una hipótesis simple e interesante que aparentemente está muy de acuerdo con lo que se conoce acerca del sistema digestivo.

El filósofo Alfred North Whitehead escribió una vez: «busca simplicidad y desconfía de ella», esta frase se puede aplicar muy bien a las hipótesis científicas en general, y a la última que hemos citado en particular. Es una hipótesis atractiva y probablemente ha persistido por esta razón. La ciencia, sin embargo, es una disciplina suspicaz. Muchos experimentos muestran que en realidad las sustancias ácidas causan el cierre de la válvula pilórica, esto lo hacen también las bases fuertes; y de hecho, lo hace casi cualquier estímulo sobre el revestimiento epitelial duodenal. Más aún, muchas personas aparentemente normales no secretan ácido en sus jugos estomacales, y a pesar de esto la válvula pilórica parece operar normalmente. Desde luego, esto contradice la hipótesis simple e interesante que se ha mencionado anteriormente.

Aún se desconoce la manera exacta como se controla la abertura y cierre de la válvula pilórica. Parece posible, sin embargo, que los dos primeros factores antes descritos —la consistencia del contenido estomacal y la fuerza de la peristalsis en el estómago— sean más importantes que cualquier factor del pH.

10-5 HAMBRE Y SED

Los problemas del hambre están íntimamente relacionados con los problemas de la fisiología de la digestión. ¿Qué es hambre? ¿Qué causa las angustias del hambre?

Los experimentos en seres humanos proveen algunas respuestas a la última pregunta. Con las técnicas diagramadas en la Fig. 10-2 se pueden medir las contracciones estomacales de un sujeto y grabarlas en un quimógrafo. El individuo que no puede ver el quimógrafo, presiona un botón cada vez que siente la angustia del hambre. Casi inevitablemente la angustia ocurre cuando el quimógrafo está grabando contracciones estomacales fuertes. Estos resultados apoyan la hipótesis que atribuye las causas de la angustia del hambre a las contracciones estomacales.

Otras observaciones también apoyan esta hipótesis. Un estómago vacío sufre

períodos de quietud en los cuales no ocurre ninguna contracción fuerte. Durante estos períodos de quietud tampoco se notan las angustias del hambre.

Si las angustias del hambre se deben a las contracciones de la pared del estómago, debe haber un límite a su intensidad y el límite estaría determinado por la fuerza de los músculos de las paredes estomacales. Las angustias del hambre no deben ser más fuertes después de dos semanas de ayuno que después de dos días de ayuno. Esta predicción se verificó con una recopilación de datos experimentales, y con las grabaciones de los experimentos con personas que por estar abandonadas en una isla desierta o en prisión, no habían comido. Parece, entonces, que la hipótesis que atribuye la causa de la angustia del hambre a las contracciones del estómago es una hipótesis correcta. Sin embargo, las hipótesis que tratan de explicar las causas de las contracciones estomacales tienen un fundamento menos firme. Las contracciones no dependen de los nervios, puesto que ocurren aún después de haber cortado los nervios gástricos. Se puede suponer que el contenido de azúcar de la sangre tiene alguna influencia. En favor de esta hipótesis hay datos experimentales demostrando que cuando se reduce apreciablemente el nivel de azúcar sanguíneo, se inician las angustias del hambre. Contra esta hipótesis se puede reunir evidencia que muestra que las fluctuaciones que ocurren en el ciclo alimenticio de los mamíferos son muy ligeras. Más aún, a menudo, el hambre comienza antes de que el alimento ingerido en la última comida se haya absorbido completamente, una observación que termina con «lo razonable» de la hipótesis del azúcar sanguíneo.

Más desconcertante aún es el hecho de que los métodos experimentales no pueden descubrir diferencias entre las contracciones del estómago que causan la angustia del hambre y las que ocurren durante la terminación de una digestión gástrica, sin embargo, las últimas contracciones no se sienten. Hasta hoy, este problema permanece sin solución. Es realmente cierto que algunas regiones del encéfalo están relacionadas con los patrones de comida y hambre en los mamíferos. Un gato que se ha alimentado hasta la saciedad continuará comiendo si se estimula eléctricamente cierta región del encéfalo. Por otra parte, un gato hambriento no come si se estimula una región diferente del encéfalo.

La sed presenta otro problema en la fisiología de la digestión. Hablando fisiológicamente, la falta de agua es mucho más seria que la falta de alimento. Un hombre puede vivir bastante más de un mes sin alimento. Pero solamente diez días o menos sin agua. Más aún, a diferencia del hambre, la sed no es intermitente, y se convierte progresivamente en inaguantable y hasta puede ser bastante dolorosa.

Sin duda, todo el mundo ha sentido por lo menos una sed suave. En base a esta experiencia se ha propuesto una hipótesis para explicar la sed en términos de sequedad de la garganta. Una disminución del contenido de agua en los tejidos del cuerpo causa en general una disminución en la cantidad de saliva secretada (la saliva es en su mayor parte agua). Por esto, la boca y la garganta se secan causando la sed.

Es cierto, sin embargo, que la sola sequedad del tejido de la garganta no origina la sed mientras que el resto de los tejidos del cuerpo tengan una cantidad adecuada de agua. Más aun, un perro sin glándulas salivales no toma más agua que la que toma un perro normal. Se necesita pues una hipótesis más satisfactoria para explicar la sed.

10-6 LA ABSORCION

Del mismo modo resulta imposible asegurar que un dedo colocado en el orificio de una tuerca esté dentro de la rosca, tampoco se puede decir que el alimento en el tubo digestivo de un mamífero está dentro del mamífero; el alimento necesita pasar primero a través de las paredes del canal digestivo, mediante el proceso conocido generalmente como **absorción.**

Se podría imaginar fácilmente cómo se realiza la absorción. Los exámenes microscópicos de la pared intestinal revelan que está compuesta de proyecciones pequeñas en forma de dedos **(vellosidades)** que contienen cada una vasos para la circulación de la sangre y de la linfa (ver el glosario). La presencia de las vellosidades aumenta enormemente el área superficial del intestino delgado, adaptándolo idealmente para la absorción de los alimentos (Fig. 10-3). Lógicamente, en el intestino delgado, existen altas concentraciones de materiales solubles. La sangre que irriga las paredes intestinales lleva una concentración considerablemente baja de materiales alimenticios digeridos. De acuerdo con leyes de simple difusión y ósmosis (es decir, movimiento de material disuelto de una región de alta concentración a una región de baja concentración), se esperaría que las moléculas alimenticias solubles pasaran hacia el torrente circulatorio. Experimentos con materiales marcados muestran que esto sucede en realidad Se puede formular la hipótesis de que la difusión y la ósmosis son los únicos factores responsables de la absorción de alimentos y minerales en la parte inferior del tubo digestivo Se necesita diseñar un experimento para ver si ésta hipótesis tiene contradicciones.

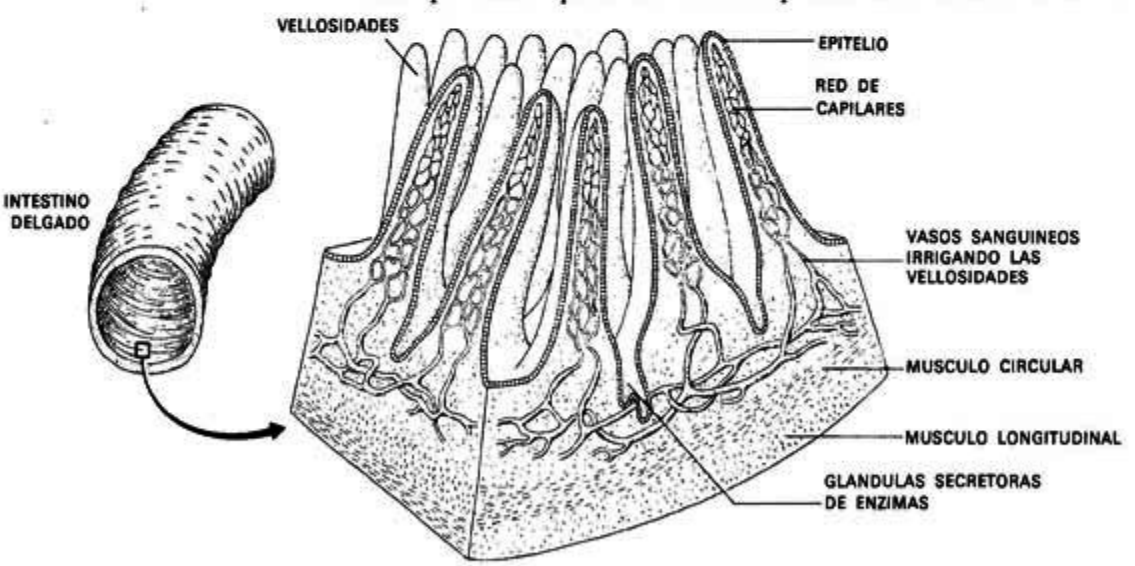


FIG. 10-3. Las vellosidades aumentan considerablemente el área superficial de absorción en el intestino delgado.

En animales experimentales se pueden atar asas del intestino delgado para separarlas del resto del canal digestivo. En algunas asas (asas de la serie A) se coloca una solución de cloruro de sodio con una concentración de 0,5% (0,5 g. de cloruro de sodio en 100 $cm.^3$ de agua destilada). En un número igual de otras asas intes-

tinales (B), se coloca una solución de cloruro de sodio con una concentración del 1%. En una tercera serie de asas (C), se coloca cloruro de sodio a una concentración de 1,5%. La sangre tiene una concentración de cloruro de sodio de aproximadamente 1%. Por tanto, la concentración de cloruro de sodio en la serie del asa A es menor que la de la sangre, supliendo las asas intestinales. La concentración en la serie del asa B es la misma que la de la sangre, y la concentración del asa de la serie C es mayor que la de la sangre. Si una hipótesis propone que solamente factores de difusión y ósmosis sean envueltos en la absorción de sustancias solubles a través de las paredes intestinales, se podrá predecir que el cloruro de sodio no pasará a la sangre en el asa de la serie B, por eso la concentración se enfocará en otra dirección.

Para las asas de la serie C la hipótesis predeciría cierto paso de cloruro de sodio por difusión hacia la sangre, mientras que el agua sería extraída de la sangre por ósmosis. Las asas intestinales de la serie A perderían agua que pasaría a la sangre, por ósmosis, pero ganarían en contenido de sal por difusión de las moléculas de cloruro de sodio desde la sangre.

TABLA 10-1 EFECTO DE LA CONCENTRACION DE SALES EN LA ABSORCION DE SAL Y AGUA DESDE EL INTESTINO

SOLUCION	CONCENTRACION DE NaCl %	COLOCADO EN EL INTESTINO		ABSORBIDO	
		H_2O, ml.	NaCl, g.	H_2O, ml.	NaCl, g.
A	0,5	100	0,5	75	0,3
B	1,0	100	1,0	50	0,6
C	1,5	100	1,5	25	1,0

La tabla 10-1 resume los resultados de este experimento. No se han confirmado las predicciones que se hicieron en la hipótesis; en las tres series hay absorción de cloruro de sodio por la sangre que irriga las asas intestinales. Claramente, la difusión y la ósmosis por sí solas no son suficientes para explicar la absorción intestinal Sin embargo, estos datos indican que la difusión y la ósmosis, por lo menos parcialmente, juegan algún papel, puesto que hay una relación inversa entre la cantidad de agua absorbida de las soluciones colocadas en las asas intestinales y las concentraciones de cloruro de sodio. Hay además una relación directa entre las concentraciones de cloruro de sodio que se encuentran en las diversas soluciones y la cantidad de cloruro de sodio que finalmente aparece en la sangre. Ambas interrelaciones son predecibles en base a las funciones que, según la hipótesis, juegan la difusión y la ósmosis en los procesos de absorción.

Si se coloca suero sanguíneo de un animal en un asa intestinal del mismo animal, el suero se absorbe rápidamente. Desde que este suero tendría una concentración igual a la de los fluídos de la sangre y de los tejidos, una hipótesis que propusiera que solamente la difusión y la ósmosis están relacionadas con la absorción en el canal digestivo pronosticaría también que no debería ocurrir ninguna absorción. Es claro que, esta hipótesis no puede sostenerse por más tiempo.

Es evidente que debe haber otras fuerzas que trabajan en la absorción intestinal de los alimentos ingeridos. Por tanto, es razonable proponer la hipótesis de que

debe tratarse de un transporte activo (ver la Sección 6-9); las células de la pared intestinal podrían realizar el trabajo de mover las sustancias contra un gradiente de concentración. El examen histológico revela que las células de la cubierta intestinal son de un tipo epitelial columnar; la investigación citológica muestra que tales células poseen una gran cantidad de mitocondrias. Estas especializaciones a menudo son características de células metabólicamente activas. Mayor apoyo para la hipótesis del transporte activo proviene del hecho de que las sustancias pasan a través de la pared intestinal en contra de un gradiente de concentración solamente mientras el asa intestinal permanezca viva. Muy poco después de producirse la muerte se establece un equilibrio entre los fluídos tisulares y el medio dentro del asa.

Partiendo de las observaciones de que el cloruro de sodio es absorbido rápidamente a través de la pared intestinal mientras que el sulfato de magnesio ($MgSO_4$) no lo es, la hipótesis de que la pared intestinal actúa como una membrana semipermeable se torna tentadora; sólo las moléculas de las dimensiones apropiadas son capaces de pasar a través de ella (una molécula de $MgSO_4$ es más grande que una molécula de NaCl). Tal hipótesis debe rechazarse fácilmente, puesto que los aminoácidos y la glucosa que tienen moléculas mucho más grandes que las del sulfato de magnesio, se absorben rápidamente. Siendo así, el problema de la absorción intestinal hace pensar en otro que se propuso al principio del Capítulo 6: ¿Cuáles son los factores envueltos en el paso selectivo de sustancias a través de las membranas plasmáticas? Hasta la fecha, no ha surgido una explicación completa.

10-7 ELIMINACION

En el hombre, los materiales pasan a lo largo de unos 6,1 ms. de intestino delgado en cuatro o seis horas, sin embargo, se demora más o menos 24 horas para pasar a través de 1,2 ms. de intestino grueso, o colon. Este hecho indicaría solamente que el papel del intestino grueso puede ser un papel importante. Aún así, el análisis químico de los materiales que provienen del intestino delgado y que entran en el intestino grueso revela que quedan muy pocos materiales nutritivos para absorber y parece evidente que el intestino grueso se relaciona más con los materiales que no van a ser utilizados que con los que lo son.

El material que entra en el intestino grueso es bastante acuoso; al salir se ha transformado en masas sólidas llamadas **heces.** Por esto es razonable suponer que el intestino grueso devuelve al torrente circulatorio gran parte del agua que se utiliza en la digestión. Tanto experimentos analíticos como experimentos utilizando materiales radioactivos apoyan esta hipótesis. Los experimentos con marcadores muestran también que las materias fecales contienen muchas de las sustancias que contenían los alimentos al entrar. Tales sustancias aparentemente no son digeridas o absorbidas. Aplicando la analogía del dedo y la tuerca, realmente nunca entraron al cuerpo.

Por otra parte, el análisis químico de las materias fecales que salen del intestino grueso revela la presencia de masas celulares bacterianas y de iones metálicos como el calcio. Un examen muy minucioso del intestino grueso y de su contenido muestra que allí viven grandes colonias de bacterias (en su mayoría *Escherichia*

coli), metabolizando los materiales alimenticios pasados por alto en los procesos digestivos, que se realizan en las regiones anteriores del tubo digestivo. Esto explica las presencia de masas celulares bacterianas en las heces pero no explica la presencia de calcio. Los análisis químicos de la sangre que entra en la pared del intestino grueso muestra una alta concentración de iones de calcio más alta que la que se encuentra en la sangre cuando sale de ésta. Evidentemente, desde luego, el intestino grueso también elimina el exceso de iones calcio del organismo liberándolo en el material que pasa por él.

Nótese, sin embargo, que hay una marcada diferencia entre el estado de los materiales, como la celulosa, que se encuentran en la materia fecal y el del los iones calcio. La celulosa, por ejemplo, nunca estuvo «dentro» del cuerpo; nunca fue parte del metabolismo del organismo. Los iones calcio, en cambio, *estuvieron* dentro; son fragmentos de material de deshecho del metabolismo del cuerpo. Por lo tanto, en el caso de la celulosa, el intestino grueso actúa como un órgano de *eliminación*. En el caso de los iones calcio, el intestino grueso es uno de los muchos órganos de *excreción;* un proceso con el cual se tendrá que ver muy pronto.

10-8 EL TRANSPORTE DE MATERIALES: CIRCULACION

La gasolina que se pone en el tanque de un automóvil surtiría muy poco efecto si no hubiera un tubo que la llevara hasta el motor. Asimismo, la digestión y la absorción de los alimentos tendría muy poco valor si estos productos alimenticios no se distribuyeran a las células del cuerpo que los necesitan. El tubo de la gasolina en el cuerpo de un organismo complejo es el **sistema circulatorio,** que se compone generalmente del **sistema linfático** y del sistema que transporta la sangre.

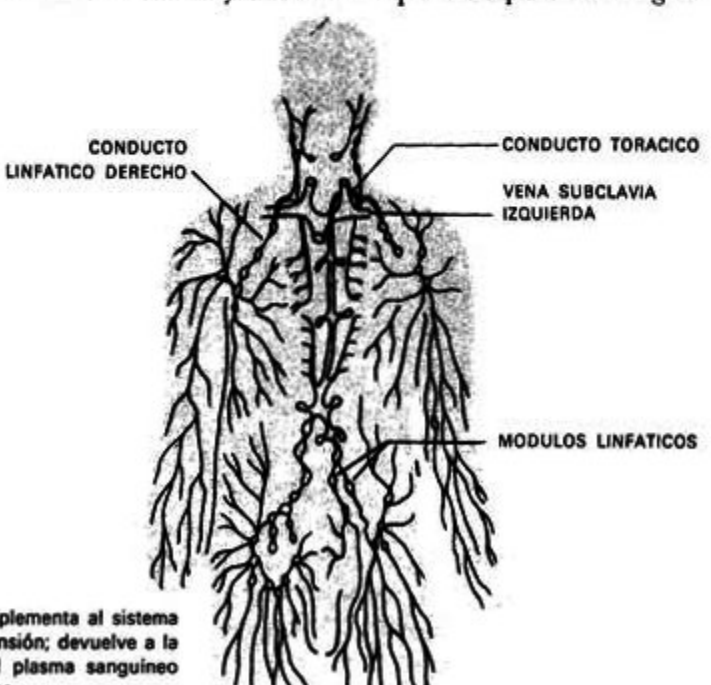


FIG. 10-4. El sistema linfático suplementa al sistema circulatorio que es de mayor extensión; devuelve a la sangre las valiosas proteínas del plasma sanguíneo y ayuda a combatir las infecciones.

El sistema linfático de los mamíferos transporta un flúido incoloro llamado **linfa,** compuesto en su mayoría de plasma sanguíneo exento de glóbulos rojos. En la mayor parte de su recorrido a través del cuerpo, la linfa, de un modo simple, fluye libremente entre los tejidos y células del cuerpo, contribuyendo así al mantenimiento del balance osmótico apropiado. El sistema linfático juega, además, un papel importante en la defensa del cuerpo contra las infecciones pues las bacterias invasoras son ingeridas por fagocitos especiales (ver el glosario) que recubren las paredes de los sinusoides de los nódulos linfáticos por entre los cuales fluye la linfa (Fig. 10-4).

Cantidades considerables de proteínas del plasma sanguíneo pasan de la sangre al sitema linfático. Esta pérdida sería muy seria si el flujo ocurriera en una sola dirección. Este no es el caso, sin embargo, porque en ciertas regiones del cuerpo, la linfa se colecta en conductos y se mueve lentamente a través de ellos, propulsada principalmente por los movimientos normales de los músculos del cuerpo. Válvulas especiales permiten que el flujo sea en una sola dirección. Finalmente la linfa cae de nuevo en el torrente sanguíneo por medio de la vena subclavia izquierda en la región del hombro. De aquí que las proteínas del plasma vuelven al torrente sanguíneo.

La sangre misma es un tipo de tejido conjuntivo (ver la Sección 6-11). El hecho es que la circulación de la sangre a través del cuerpo no ha sido un hecho conocido siempre. Muchos de los científicos creyeron que la sangre fluía desde el corazón a lo largo de todos los vasos sanguíneos y después regresaba a través de los mismos vasos; el movimiento podría compararse con el de las mareas. No fue sino hasta el siglo XVII cuando el médico William Harvey demostró la presencia de válvulas en las venas de los brazos, válvulas que permitían el flujo de la sangre en una sola dirección. Al cortar una arteria, Harvey observó que la sangre salía en una sola dirección alejándose del corazón. Una vena cortada sangraba más lenta y más regularmente en dirección al corazón. El corte de cualquier arteria o vena grande podía prácticamente vaciar toda la sangre del cuerpo.

Los estudios anatómicos de Harvey en relación con el corazón, condujeron al descubrimiento de sus válvulas, las cuales permiten que la sangre pase a través de sus cavidades en una sola dirección. La dirección de flujo se puede establecer fácilmente observando la dirección en la cual se abren las válvulas. La válvula en la Fig. 10-5 se abre hacia la derecha; de este modo, la sangre fluirá a través de ella de izquierda a derecha.

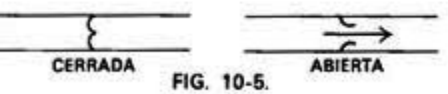


FIG. 10-5.

FIG. 10-6.

Establecer la dirección del flujo sanguíneo en un vaso que no tiene válvulas es aún más simple. Al bloquear un vaso sanguíneo sin válvulas haciendo presión con el dedo, se puede observar que en un lado del punto de presión, la sangre continúa su flujo, dejando el vaso sanguíneo flácido. En la Fig. 10-6 esto ocurre a la derecha del punto de bloqueo; por esto el flujo de la sangre debe ser de izquierda a derecha.

En la Fig. 10-7 se muestra el esquema de Harvey sobre la circulación de la sangre a través del corazón. A este patrón correcto de la circulación, llegó Harvey solamente basado en sus observaciones. Sin embargo, todavía quedaba un problema. Si la sangre salía del corazón a través de las arterias y volvía a través de las venas, debería haber algún medio mediante el cual la sangre pasara de las primeras a las últimas. Por disección, Harvey pudo ver que las arterias de paredes gruesas se volvían cada vez más pequeñas a medida que se alejaban del corazón y se aproximaban a los órganos que irrigaban. En una forma similar, observó que las venas correspondientes comenzaban como tubos muy delgados en los órganos y gradualmente se unían para formar vasos más grandes que entraban al corazón.

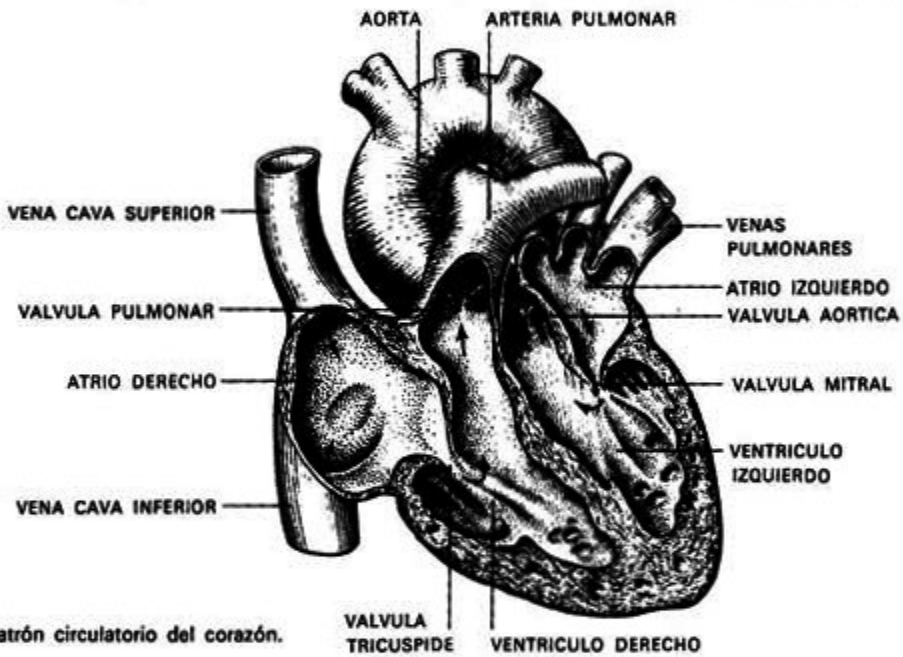


FIG. 10-7. El patrón circulatorio del corazón.

Pero no fue sino cuatro años después de la muerte de Harvey cuando Marcello Malpighi descubrió los capilares sanguíneos, la unión que completaba la cadena de razonamiento de Harvey (Fig. 10-8). El patrón general de los vasos sanguíneos, que se muestra en la Fig. 10-8, se repite en casi cada órgano o región corporal irrigada por el torrente sanguíneo.

FIG. 10-8

10-9 EL LATIDO DEL CORAZON

La circulación de la sangre no sería posible si, desde luego, no hubiera una fuerza que la empujara. Las contracciones musculares del corazón son el origen de la fuerza necesaria para la circulación. Como consecuencia, un problema de primer

orden en la fisiología de la circulación, es el del descubrimiento de la causa del latido cardíaco.

El hecho de que el corazón está inervado por dos grandes troncos nerviosos conduce a pensar en la hipótesis de que los impulsos nerviosos sean la causa de los latidos del corazón. Experimentos preliminares parecían apoyar esta hipótesis, debido a que en el corazón de la rana los estímulos eléctricos, suaves en estos troncos nerviosos, aceleraban o disminuían la velocidad de los latidos del corazón, el efecto, dependiendo del tronco que fuera estimulado. El experimento definitivo era obvio.

Hipótesis: *Si...* los latidos del corazón son causados por impulsos transmitidos desde el sistema nervioso,...

Predicción: *entonces...* los latidos del corazón deben suspenderse al cortar los nervios que van a él.

Los resultados de este experimento estaban en contra de la hipótesis; el corazón continuaba su latido rítmico después de que se cortaban los nervios. La causa de los latidos debería estar entonces dentro del mismo corazón. Experimentos posteriores produjeron cierta información interesante. Pedazos aislados del músculo cardíaco de la rana continuaban su contracción rítmica. En cultivo de tejidos, los pequeños pedazos microscópicos del tejido cardíaco continuaban latiendo. Frente a estos resultados uno se siente inclinado a decir con Harvey, que: «el movimiento del corazón debe comprenderlo solamente Dios».

Sin embargo, si se hacen medidas cuantitativas sobre el grado de contracción de porciones de músculo aisladas, surge un hecho interesante. Las fibras que muestran la menor actividad provienen de las regiones más bajas o ápices de los ventrículos. Las que muestran mayor actividad provienen de las regiones superiores de los atrios, en especial, del atrio derecho, cerca del punto de entrada de la vena cava superior. La disección en esta región del corazón revela la presencia de un nódulo de tejido especializado (el **nódulo sino-auricular).** Desde este nódulo se extienden procesos especializados hacia un segundo nódulo (el **nódulo aurículo-ventricular).** Desde estos procesos especializados se ramifican fibras que se dirigen a todo el corazón. Cuando se compara este patrón de ramificaciones con los datos experimentales sobre el grado de contracción que muestran las porciones musculares aisladas, parece evidente que las células rodeadas por el menor número de fibras son capaces de la menor actividad de contracción automática. Se podría pensar, desde luego, que aunque las inervaciones que terminan en el corazón no son esenciales para la iniciación del latido cardíaco, el tejido nervioso intrínseco del corazón probablemente sí lo es.

Esta hipótesis, sin embargo, no tiene una comprobación experimental. En el corazón de los vertebrados, los músculos y nervios están tan íntimamente unidos que es muy difícil aislarlos. Resulta forzoso, por lo tanto, extrapolar resultados experimentales obtenidos en organismos inferiores. El cangrejo de las Malucas, *limulo* (Fig. 10-9), tiene un corazón compuesto de músculo y nervio, los cuales se pueden separar fácilmente. Se puede de este modo proponer una hipótesis y ver si los resultados experimentales apoyan o contradicen esta hipótesis.

Hipótesis: *Si...* los impulsos nerviosos son necesarios para que se inicien los latidos del corazón en el limulo...

Predicción: *entonces...* al separar los nervios del corazón del limulo se debe producir un cese de las contracciones cardíacas.

Los experimentos apoyan esta hipótesis. El hecho de remover el tejido nervioso del corazón del limulo resulta en un cese inmediato de los latidos cardíacos.

Nuevamente surge la pregunta, ¿se pueden extrapolar al hombre los resultados experimentales obtenidos en el limulo? Tal extrapolación es probablemente justificable siempre y cuando se recuerde que se ha ampliado un punto y que posiblemente se ha cometido un error.

Se ha mencionado ya la relación directa entre la automaticidad de las diversas partes del corazón de los vertebrados y la cantidad de tejido nervioso presente en estas partes. Esta relación tiende a fortalecer el puente de razonamiento que hemos construído entre el corazón del limulo y el corazón de un hombre.

Aunque hayamos apoyado la hipótesis de que el latido cardíaco es iniciado por los nervios, ahora tenemos que modificarla. El estudio de embriones en desarrollo revela que su tejido muscular cardíaco comienza a latir aún antes de la aparición de cualquier célula nerviosa. Aparentemente, desde luego, la automaticidad del latido es una característica intrínseca de las células musculares cardíacas, a pesar de que la función de controlar los latidos podría resìdir más tarde en la red nerviosa del corazón.

FIG. 10-9. El corazón y los nervios del corazón del limulo, el cangrejo de las Malucas, se pueden separar, convirtiendo este animal en un excelente organismo experimental para estudiar las causas del latido cardíaco.

Es muy posible que en el corazón de los vertebrados, la automaticidad permanezca como una característica del tejido muscular cardíaco. Pero, aun aceptando esta posibilidad, hay otras preguntas que no se han contestado todavía. Un corazón que ha estado latiendo por algún tiempo en un medio libre de calcio, finalmente suspende sus latidos. La adición de más iones calcio resulta en una nueva actividad de palpitación. ¿Significaría esto que los iones calcio son responsables de las iniciación del latido cardíaco o simplemente significa que los iones calcio deben estar presentes cuando el corazón responde a un verdadero iniciador de los latidos del corazón? Si la última es la interpretación correcta, ¿cuál es el verdadero iniciador de los latidos del corazón? ¿Será alguna hormona que no se ha descubierto todavía? Hasta ahora, no hay ninguna respuesta definitiva a estas preguntas, y por lo tanto, podemos solamente continuar haciendo hipótesis acerca de la naturaleza del agente causal primario de los latidos del corazón.

10-10 INTERCAMBIO RESPIRATORIO

En el Capítulo 7, se vio que la respiración—la ruptura de las sustancias alimenticias y la liberación de la energía que contienen—envuelve la transferencia de electrones de una molécula aceptora a otra. El último aceptor de electrones, finalmente pasa al medio que lo rodea, la atmósfera, por ejemplo, o tal vez a un medio de cultivo líquido. En las células de levadura que respiran anaeróbicamente, el aceptor final de electrones es el ácido pirúvico. En los animales, incluyendo al hombre, el aceptor final es generalmente el oxígeno.

Desde luego, el asiento primario de la respiración es la célula. Por consiguiente, el mayor problema que encontraron los organismos en su evolucion fue el de desarrollar mecanismos de intercambio respiratorio capaces de producir adecuadamente, móleculas aceptoras de electrones. Para los animales unicelulares, este problema se resuelve por simple difusión, siempre y cuando el tamaño de la célula no exceda ciertas proporciones críticas entre la superficie y el volumen. Aun los organismos tales como la hidra que están compuestos de dos capas de células, pueden llevar a cabo el intercambio respiratorio satisfactoriamente por difusión, debido a que todas las células de la hidra tienen sus superficies por lo menos parcialmente expuestas a un medio que cambia constantemente.

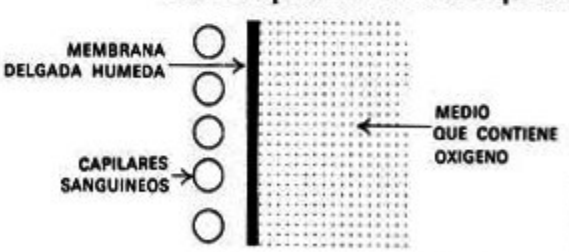


FIG. 10-10. Principios operacionales esenciales en los sistemas de respiración externa, sin importar que la respiración se lleve a cabo por tubos, agallas o pulmones.

Sin embargo, los animales con más de dos capas celulares, han tenido que evolucionar mecanismos más elaborados para el intercambio respiratorio. Las lombrices de tierra absorben oxígeno y liberan anhídrido carbónico a través de su piel; los insectos bombean aire directamente a los tejidos corporales por medio de tubos de aire finamente divididos; los peces intercambian oxígeno y anhídrido

carbónico a través de las agallas; la mayoría de los vertebrados bombean aire dentro de los pulmones, que tienen la forma de un saco para efectuar el mismo tipo de intercambio.

A pesar de las grandes diferencias anatómicas entre los aparatos de intercambio respiratorio externo, todos contienen las mismas características esenciales (figura 10-10). En los mamíferos la respiración externa incluye dos fases principales. En una, la respiración se encarga de poner el aire con oxígeno en íntimo contacto con el epitelio húmedo de los pulmones, en donde se realiza el intercambio respiratorio. En la otra fase, el oxígeno y el anhídrido carbónico se transportan hacia las células de respiración y desde ellas. Como acabamos de ver, esta segunda fase es la función primaria del sistema circulatorio.

Una de las mayores características de la evolución del sistema respiratorio ha sido el aumento en el área superficial expuesta para el intercambio de oxígeno y anhídrido carbónico. En los peces y otros animales marinos, las agallas pueden estar firmemente ramificadas hasta el punto de tener la apariencia de una pluma. Los pulmones de los vertebrados, a medida que progresan en complejidad, muestran un correspondiente aumento en las subdivisiones de sus cavidades internas para convertirlas en cavidades cada vez más pequeñas. El pulmón simple de la rana, en forma de un saco (que debe suplementarse con el intercambio respiratorio cutáneo o de la piel), está demasiado lejos de compararse siquiera con los centenares de

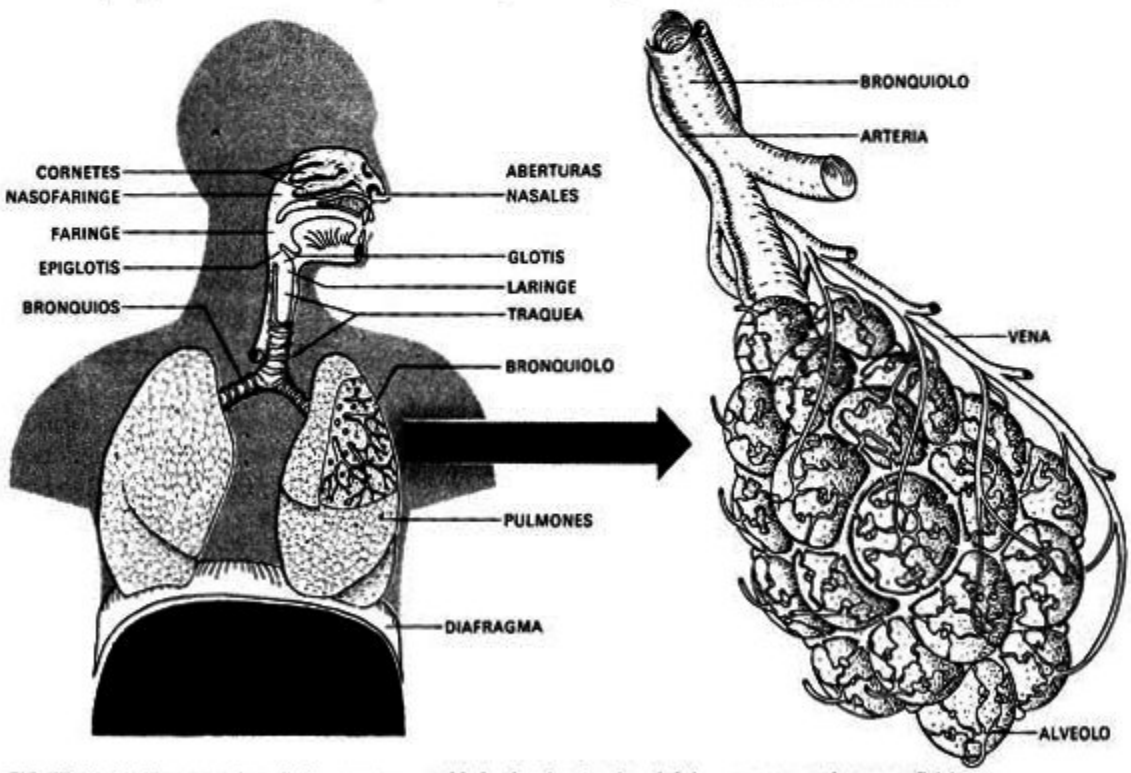


FIG. 10-11. El sistema respiratorio humano y sus unidades funcionales, los alvéolos, proveen un área superficial externa para el intercambio de los gases respiratorios.

miles de sacos de aire (**alvéolos**) que se encuentran en los pulmones de los mamíferos. En el hombre se estima que los alvéolos proveen una superficie de intercambio respiratorio cincuenta veces mayor que el área de la piel.

La anatomía básica del sistema respiratorio humano se muestra en la figura 10-11. En todos los mamíferos, una capa muscular, el **diafragma** encierra completamente los pulmones en la **cavidad torácica.** Los movimientos del diafragma hacia abajo, combinados con los movimientos de las costillas hacia arriba y hacia fuera, sirven para aumentar el volumen de la cavidad torácica. Puesto que la cavidad torácica está encerrada, teniendo solamente una abertura hacia el exterior (la tráquea), este aumento de tamaño resulta en la entrada (o **inspiración**) del aire proveniente del exterior. Como los pulmones están compuestos de tejido elástico, se estiran debido al aumento de la presión del aire dentro de ellos, ocurre algo semejante a cuando se infla un balón. A esta elasticidad se debe la eliminación de aire durante la **espiración.**

Obviamente, no todo el aire que está dentro de los pulmones se exhala en una espiración. Tampoco todo el oxígeno del aire se suprime durante su permanencia en el cuerpo. Sin embargo, la cantidad de oxígeno, que se desplaza y la cantidad de anhídrido carbónico eliminada, están de acuerdo con las cantidades que requiere el organismo. Si durante el ejercicio se necesita oxígeno adicional, se puede aumentar la cantidad de aire que entra a los pulmones aumentando la velocidad de la respiración o por una inhalación más profunda.

10-11 EL CONTROL DE LA RESPIRACION

Cualquiera que trate de variar la velocidad de respiración sabe que, dentro de ciertos límites, puede controlarla voluntariamente. El hecho justifica una hipótesis que atribuye al sistema nervioso la responsabilidad total del control de la respiración.

Hipótesis: *Si...* la respiración está totalmente bajo el control del sistema nervioso,...

Predicción: *entonces...* al cortar experimentalmente las fibras que inervan los músculos respiratorios se impedirá la respiración.

Esta hipótesis está apoyada por algunos resultados experimentales: los músculos respiratorios de un animal al que se le han cortado los nervios apropiados, inmediatamente se paralizan y son incapaces de funcionar. Obviamente, los músculos respiratorios no tienen la capacidad intrínseca de contraerse como es el caso del músculo cardíaco. Este hecho se podría haber anticipado, teniendo en cuenta que la respiración se puede controlar voluntariamente, mientras que los latidos cardíacos no.

Desde luego que en la respiración están envueltos varios músculos. Esto nos lleva a sospechar que en alguna forma debe haber un centro de control respiratorio, ya sea en el encéfalo mismo o en los nervios que inervan los músculos respiratorios. Una serie de experimentos que consistían en cortar las fibras y vías nerviosas en varias regiones, indicaron que la médula del encéfalo era el sitio en donde se encontraba el centro de control. Experimentos anatómicos y fisiológicos indican

que este centro envía impulsos periódicos a través de los nervios respiratorios para iniciar el orden de los hechos que producen la inspiración.

Es razonable preguntarse qué podría inducir a las células del centro respiratorio a enviar estos impulsos. Investigaciones preliminares revelan que el estímulo eléctrico de las fibras del nervio vago, el cual inerva los pulmones, inhiben el centro respiratorio; y los movimientos respiratorios cesan temporalmente. Investigaciones posteriores revelan que el mismo efecto se puede obtener inflando los pulmones. Estas observaciones conducen a una hipótesis prometedora: posiblemente los pulmones al inflarse durante la inspiración normal estimulan las fibras del nervio vago para enviar impulsos inhibitorios a los centros respiratorios. Con el cese de los impulsos del centro respiratorio, los músculos inspiratorios se relajan, produciendo la espiración. El colapso de los pulmones como resultado de la espiración causaría un cese de los impulsos que van por medio del nervio vago hacia el centro respiratorio, dejándolo en libertad para iniciar otro ciclo de inspiración-espiración.

Se pueden llevar a cabo dos experimentos para probar la siguiente hipótesis:

Hipótesis: *Si...* los impulsos del nervio vago, inducidos por la inflación de los pulmones son los responsables de la supresión de los impulsos enviados por el centro de control respiratorio, causando desde luego el relajamiento de los músculos que controlan la inspiración,...

Predicción: *entonces...* los instrumentos diseñados para descubrir los impulsos nerviosos deben registrar estos impulsos cuando los pulmones estén inflados durante la inspiración.

Los experimentos apoyaron esta predicción; tan pronto como los pulmones se inflaban en la inspiración, el instrumento descubría impulsos que pasaban a lo largo del nervio vago hacia el centro respiratorio. Esta misma hipótesis da origen a otra predicción interesante:

Hipótesis: *Si...* los impulsos del nervio vago, iniciados por la inflación de los pulmones, suprimen los impulsos enviados por el centro respiratorio, originando desde luego el relajamiento de los músculos que controlan la inspiración,..

Predicción: *entonces...* al cortar el nervio vago se espera que la inspiración continúe.

Dentro de ciertos límites, esta predicción es cierta. Cuando se cortó el tronco nervioso, los impulsos del nervio vago no podían llegar al centro; por tanto los músculos inspiratorios continuaban su contracción y se producía una inspiración bastante larga. Sin embargo, los músculos no *permanecen* contraídos; finalmente se relajan y se produce la espiración. Esto lleva a concluir que aunque el nervio vago controla normalmente la velocidad de impulsos en el centro respiratorio de la médula, el centro también contiene un ritmo intrínseco de iniciación de impulsos que es independiente de la influencia del nervio vago.

10-12 RESPIRACION: ¿UNA BASE QUIMICA?

Es imposible suicidarse tratando de contener la respiración. El centro respiratorio toma al fin el control involuntario, y se produce la respiración. La respiración

se realiza entonces con una velocidad y una profundidad mayores. Es razonable formular la hipótesis de que este aumento es una manera de compensar la falta de oxígeno que se produjo al impedir la respiración. Esta hipótesis recibe apoyo al observarse que la respiración vuelve lentamente a la normalidad, presumiblemente porque ya no hay deficiencia alguna de oxígeno.

Existe sólo un paso de esta observación al lanzamiento de una hipótesis del control químico de la respiración, operando en conjunto con el control nervioso ya establecido. Una deficiencia de oxígeno en la sangre, lo mismo que un aumento en los productos de desecho de la actividad muscular, sobre todo en anhídrido carbónico, pueden causarse ya sea por un descenso en la respiración o por un aumento en la actividad muscular (como es el ejercicio). Uno de estos dos últimos hechos afectaría el centro respiratorio a medida que la sangre circulara a través de él. Pero la pregunta sería: ¿cuál de los dos?

Una manera de determinarlo sería aumentando experimentalmente la concentración de uno, mientras se mantenga constante la cencentración del otro. La primera oportunidad prometedora sería para el oxígeno. Puesto que la respiración es esencialmente un medio de obtener oxígeno dentro de un organismo complejo para ofrecerlo a las células, es razonable que la velocidad de respiración se guíe de acuerdo con la necesidad de oxígeno por parte de estas células. Por lo tanto, a medida que la concentración de oxígeno en la sangre desciende, el centro de control respiratorio hace que la velocidad de la respiración aumente. Al mismo tiempo, la alta concentración de oxígeno en la sangre, disminuiría la velocidad de respiración. De acuerdo con esta hipótesis, desde luego, la relación entre la velocidad de respiración y la concentración de oxígeno en la sangre sería una razón inversa.

Si una persona respira en una bolsa de plástico durante unos pocos minutos, la velocidad respiratoria aumenta gradualmente. Esto está de acuerdo con la hipótesis que propone el oxígeno, como agente cuya concentración en la sangre afecta la velocidad respiratoria, puesto que cuanto más se respire dentro de la bolsa más disminuye la cantidad de oxígeno. Sin embargo, este experimento no es una prueba adecuada para la hipótesis del oxígeno, puesto que la concentración de anhídrido carbónico en la sangre también aumenta; podría ser que el aumento en la concentración de anhídrido carbónico, y no el descenso en el oxígeno, fuera lo que afectara la velocidad respiratoria.

Una ligera modificación de este experimento es suficiente para eliminar la variable del anhídrido carbónico. El aire exhalado y el aire inhalado pueden pasar a través de hidróxido de calcio, el cual se encarga de eliminar el anhídrido carbónico. Ahora, la hipótesis del oxígeno se puede verificar adecuadamente:

Hipótesis: *Si...* la concentración de oxígeno de la sangre afecta la velocidad respiratoria,...

Predicción: *entonces...* al respirar dentro de una bolsa plástica que contiene hidróxido de calcio (para eliminar el anhídrido carbónico) se deberá producir un aumento en la velocidad respiratoria.

El experimento no apoya la predicción; no hay un aumento en la velocidad respiratoria. Evidentemente, entonces, es el aumento en la concentración del anhídrido

carbónico en la sangre, en vez de la disminución en la concentración de oxígeno lo que influye sobre la velocidad respiratoria, porque la velocidad se aumenta cuando se respira dentro de una bolsa en la cual se está acumulando el anhídrido carbónico. Una mayor evidencia en favor de esta hipótesis proviene de experimentos en los cuales se les da a algunos individuos una cantidad de oxígeno mayor que la normal, y solamente un ligero exceso de anhídrido carbónico. Puesto que el exceso de oxígeno aumenta la concentración de oxígeno en la sangre, la hipótesis que sostiene que hay una relación inversa entre la concentración de oxígeno y la velocidad respiratoria predice que se disminuiría la velocidad respiratoria. En lugar de esto, la velocidad aumenta. Este resultado está de acuerdo con la hipótesis alternativa que propone una relación *directa*, en lugar de inversa, entre la concentración de anhídrido carbónico (o posiblemente el ácido carbónico que el CO_2 forma en la sangre) y la velocidad de la respiración.

Si a un animal anestesiado se le aplica rápidamente respiración artificial, la concentración de anhídrido carbónico de su sangre, baja hasta un punto bastante inferior del normal. El resultado es un cese completo de la actividad respiratoria. Este resultado extiende considerablemente nuestra hipótesis original. No solamente una alta concentración de anhídrido carbónico en la sangre aumenta la respiración, sino que también una baja concentración la bloquea efectivamente. Es increíble cómo la fisiología del organismo le da tanta importancia a un compuesto que es, en esencia, un producto de desecho.

En el Capítulo 12 volveremos al tema del control respiratorio que está relacionado con mecanismos de control homeostático en el cuerpo.

10-13 INTERCAMBIO DE GASES EN LOS PULMONES

Podemos considerar ahora las fuerzas relacionadas con los movimientos de moléculas de oxígeno desde los alvéolos de los pulmones hasta la sangre para transportarlas a las células del cuerpo. Al mismo tiempo, podemos investigar sobre las fuerzas relacionadas con el movimiento molecular de anhídrido carbónico en la dirección inversa, esto es, desde la sangre hasta los alvéolos.

A primera vista, parece razonable comparar la absorción de oxígeno por parte de la sangre en los pulmones con la absorción de sustancias alimenticias digeridas a nivel del intestino delgado. Recuérdese que la difusión es solamente una pequeña parte de la historia y que la mayoría de los procesos de absorción se lleva a cabo mediante el trabajo realizado por las células epiteliales intestinales. Una comparación histológica entre las células epiteliales del intestino y las que recubren los alvéolos nos hace dudar de esta suposición. Las células epiteliales intestinales son columnares; las células epiteliales de los alvéolos, son escamosas (ver la Sección 6-12). Más aún, las células intestinales tienen una gran cantidad de mitocondrias, mientras que las células de los alvéolos no las tienen. De acuerdo con la regla general de que en los organismos vivientes la estructura complementa la función, podríamos concluir que las células de los alvéolos realizan muy poco o ningún trabajo en relación con el movimiento de oxígeno y anhídrido carbónico a través de ellas y formular la hipótesis de que éste involucra un proceso de difusión sola-

mente. Esta no es una hipótesis descabellada; puesto que la concentración de oxígeno en la sangre que entra a los alvéolos es más baja que la que tiene el aire que entra y a su vez, la concentración de anhídrido carbónico en la misma sangre será más alta que la que existe en el aire.

La prueba de esta hipótesis es interesante por cuanto su enfoque es el mismo que el de la «prueba por contradicción» que se utiliza ocasionalmente en matemáticas. Se recordará que en las matemáticas del bachillerato se estudió que la raíz cuadrada de 2 es un número irracional asumiendo (o formulando la hipótesis), que la raíz cuadrada es un número racional y demostrando que esta premisa lleva a una conclusión falsa (o predicción). Por tanto, puesto que un número debe ser racional o irracional (no hay ninguna otra forma), y la raíz cuadrada de 2 no es racional, debe ser irracional.

En una forma similar, hay solamente dos métodos conocidos por medio de los cuales el anhídrido carbónico se puede mover a través de la pared alveolar (transporte activo o difusión). Si se demuestra que este movimiento no envuelve transporte activo, entonces debe ocurrir solamente por difusión.

Hipótesis: *Si...* el transporte activo está relacionado con el movimiento de anhídrido carbónico a través de las membranas de los alvéolos,...

Predicción: *entonces...* al aumentar la concentración de anhídrido carbónico en el aire alveolar no se debe afectar significativamente el movimiento de moléculas de anhídrido carbónico desde la sangre hacia los alvéolos.

Los experimentos no apoyan la predicción. El resultado del experimento es un movimiento de moléculas de anhídrido carbónico *hacia la sangre*, produciendo un aumento en la velocidad respiratoria. Evidentemente, las células de los alvéolos no pueden ni concentrar anhídrido carbónico en los alvéolos ni moverlo en contra de un gradiente de difusión. La difusión debe, por lo tanto, ser la responsable del movimiento de las moléculas de anhídrido carbónico desde la sangre hasta los alvéolos durante la actividad respiratoria normal.

Experimentos similares llevados a cabo en capilares muestran que la difusión es de nuevo la responsable del movimiento de oxígeno desde la sangre hacia las células del cuerpo y del movimiento de anhídrido carbónico en la dirección inversa.

10-14 GASES RESPIRATORIOS EN LA SANGRE

Aunque tanto el oxígeno como el anhídrido carbónico se disuelven en agua (que constituye el 90% del plasma sanguíneo), lo hacen sólo dentro de ciertos límites. Sin embargo, los análisis del contenido de oxígeno y anhídrido carbónico en la sangre revelan cantidades excesivas de estas sustancias muy por encima de los límites señalados, para solución en el agua. Lógicamente, tanto el oxígeno como el anhídrido carbónico deben estar presentes en la sangre en un estado diferente al de disolución.

El análisis químico de la sangre confirma esto. La mayor parte del oxígeno existe en la sangre en combinación química con la hemoglobina dentro de los glóbulos rojos. Esta combinación química es lo suficientemente débil para permitir

que la hemoglobina libere el oxígeno ligado a los cuerpos celulares. La mayor parte del anhídrido carbónico se encuentra tanto en el plasma como en los glóbulos rojos, en la forma de iones bicarbonato (HCO_3^-).

La reacción química que une el oxígeno a la hemoglobina se puede expresar así:

$$\underset{\text{HEMOGLOBINA}}{Hb} + \underset{\substack{\text{OXIGENO}\\(4\ \text{MOLECULAS})}}{4O_2} \rightleftharpoons \underset{\text{OXIHEMOGLOBINA}}{Hb\,(O_2)_4}$$

Esta reacción reversible se puede estudiar fácilmente fuera del organismo, en un tubo de ensayo. La hemoglobina tiene un color púrpura, la oxihemoglobina un color rojo brillante.

Aunque, lógicamente, es una ventaja para el organismo que la hemoglobina se combine fácilmente con el oxígeno en los pulmones, y que a su vez libere el oxígeno en los capilares, se debe preguntar *por qué* la reacción reversible se comporta tan convenientemente. Exponiendo determinadas muestras de sangre a diversas concentraciones de oxígeno se puede determinar fácilmente que la cantidad de oxihemoglobina formada está en relación directa con la concentración de oxígeno presente. Además, se puede demostrar que la cantidad de oxihemoglobina presente en una muestra de sangre se reduce si la muestra se coloca en aire en el cual se ha eliminado la mayor parte del oxígeno. Como consecuencia, puede concluir que la reacción oxígeno hemoglobina, lo mismo que la mayoría de las reacciones bioquímicas, sufre desvíos del equilibrio, ya sea a la derecha o a la izquierda, siempre y cuando se cambie la concentración de los reactores o de los productos. Por tanto, en los pulmones, en donde la concentración de oxígeno es alta, la reacción se desplaza rápidamente hacia la derecha; esto es,

$$Hb + O_2 \rightleftharpoons Hb\,(O_2)_4.$$

En los tejidos del cuerpo, en donde la concentración de oxígeno es baja, la reacción se dirige rápidamente hacia la izquierda, es decir,

$$Hb + 4O_2 \rightleftharpoons Hb\,(O_2)_4,$$

y el oxígeno liberado puede difundirse a través de las paredes de los capilares hacia las células con baja concentración de oxígeno.

10-15 PRESION Y TENSION PARCIALES

Las relaciones entre la alta concentración de oxígeno y la formación de oxihemoglobina y la baja concentración de oxígeno y la disociación de la oxihemoglobina pueden ser adecuadas para explicar el transporte de oxígeno de los pulmones a los tejidos del organismo. Sin embargo, la reflexión impone dudas sobre esta suposición. El oxígeno en el aire alveolar está en la forma de gas, y se difunde como tal. Para entrar en la sangre, el oxígeno debe estar en disolución, y después difundirse como una sustancia disuelta. En la combinación química con la hemoglobina, el oxígeno no es esencialmente difusivo, pues la hemoglobina está encerrada dentro de los glóbulos rojos. Por lo tanto, en los casos en los que el oxígeno se difunde de un estado a otro, como, por ejemplo, de un gas libre en el alvéolo a un estado

disuelto en el plasma sanguíneo, no es suficiente, considerar solamente el porcentaje de concentración de oxígeno.

Si el contenido de oxígeno disuelto en cierta cantidad de agua se compara con el del aire con el cual éste está en contacto, la diferencia puede ser tan grande como de 100 a 1, en donde el aire contiene la mayor cantidad. Si los factores físicos fueran los mismos en el estado líquido y gaseoso, se esperarían cantidades iguales de oxígeno tanto en el aire como en el agua. Pero los factores físicos *no* son los mismos. Hay límites, por ejemplo, para la cantidad de oxígeno que puede disolverse en el agua; estos límites dependen a su vez de factores físicos tales como la temperatura y la presión.

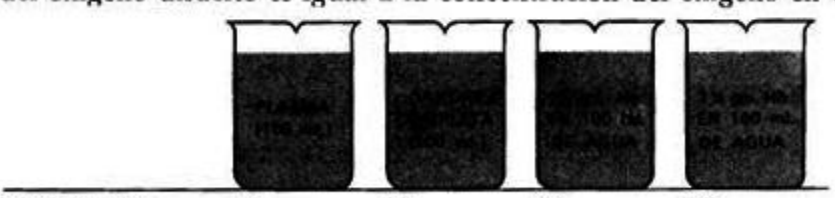
Para manejar con eficiencia estos factores variables, el fisiólogo acude a los conceptos de **presión parcial** de un gas cuando está mezclado con otros gases. El concepto de presiones parciales se puede expresar por una ecuación en la siguiente forma:

PRESION PARCIAL DE UN GAS a = VOLUMEN DE UN GAS a × PRESION TOTAL DE TODOS LOS GASES EN LA MEZCLA

Por tanto, la presión parcial de oxígeno en la atmósfera a nivel del mar (760 mm. Hg) es 1/5 por 760 mm. Hg (puesto que el oxígeno forma más o menos 1/5 de la atmósfera) o sea 152 mm. Hg. En consecuencia, la presión parcial da un valor numérico de la cantidad de cualquier gas en una mezcla de gases, como, por ejemplo, la cantidad de oxígeno o anhídrido carbónico en la atmósfera.

Si se quiere que el concepto de presión parcial tenga un valor fisiológico, debe compararse con una medida del mismo gas en solución, como oxígeno disuelto en plasma sanguíneo, o en combinación en una solución como el oxígeno con la oxihemoglobina (Fig. 10-12).

Una medida como ésta se denomina **tensión** de un gas. La tensión de un gas dado en una solución se expresa numéricamente en términos de presión parcial del mismo gas con el cual está en equilibrio. El equilibrio en este caso se refiere a un punto en el cual el número de moléculas de gas que pasan del estado gaseoso al estado disuelto es igual al número de las que pasan del estado disuelto al estado gaseoso. Nótese que este tipo de equilibrio no implica que la concentración del oxígeno disuelto es igual a la concentración del oxígeno en el estado gaseoso.



TENSION DE O_2	152	152	152	152
VOLUMENES DE O_2	0,2	20,0	20,0	10,0

FIG. 10-12. Los conceptos de presión y tensión parciales deben considerarse en cualquier hipótesis que se relacione con intercambio de oxígeno y anhídrido carbónico en el alveólo. Nótese la influencia que tiene la hemoglobina sobre la cantidad de oxígeno que entra en el agua.

Los conceptos de tensión y presión parcial nos dan parámetros con los cuales se puede entender más rápidamente el transporte de oxígeno y anhídrido carbónico en la sangre. Por ejemplo, las medidas experimentales revelan que la concentración

real de oxígeno en la sangre arterial *es mayor* que su concentración en el aire alveolar. Por lo tanto, cualquier hipótesis que proponga simple difusión para explicar la entrada del oxígeno de los alvéolos a la sangre, inmediatamente encuentra una contradicción. En este caso, el oxígeno obviamente *no* se mueve de una región de mayor concentración a una de menor concentración, sino todo lo contrario. El oxígeno en la sangre, sin embargo, *sí* disminuye en tensión o presión parcial de los alvéolos a la sangre y luego en los tejidos. Por lo tanto, el concepto de tensión

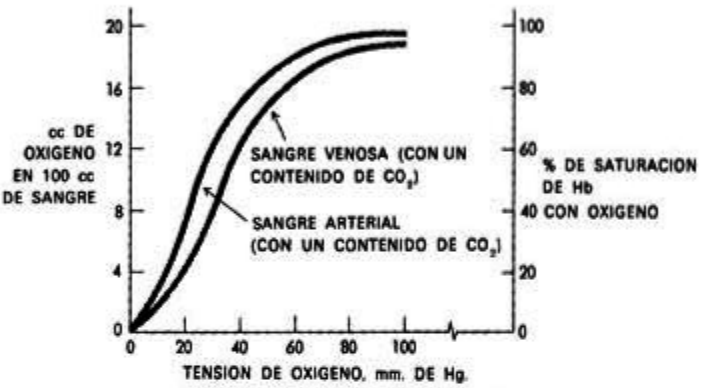


FIG. 10-13. La curva de disociación de oxihemoglobina. Nótese que a una determinada tensión del oxígeno, la sangre arterial contiene un mayor porcentaje de oxígeno que la que tiene la sangre venosa.

y presión parcial, en lugar de ser un concepto que considera solamente concentraciones, se debe incorporar a cualquier hipótesis que explique el transporte de oxígeno y anhídrido carbónico en dirección a los tejidos del cuerpo y procediendo de ellos. Cuando se hace esto, la hipótesis se convierte en una que conduce hacia predicciones verificables experimentalmente.

La Fig. 10-13 muestra la **curva de disociación de la oxihemoglobina.** Esta curva expresa la relación entre el porcentaje de volumen de oxígeno unido en débil combinación química con hemoglobina, y la tensión de oxígeno a la cual se expone la sangre.

Se dan dos curvas, una para sangre arterial y otra para sangre venosa. Nótese que a la misma tensión de oxígeno, la sangre venosa se combina con menor cantidad de oxígeno que la sangre arterial. Investigaciones experimentales revelan que la adición de un ácido a la sangre disminuye la cantidad de oxígeno que puede llevar. Este hecho indica que hay otros factores que contribuyen a la disociación del oxígeno de la hemoglobina en los capilares, permitiendo que el oxígeno entre en los tejidos. El anhídrido carbónico pasa de los tejidos a la sangre en la forma de ácido carbónico. El aumento en la acidez, en combinación con la gran diferencia de tensiones de oxígeno que existen entre ellos, ayuda considerablemente al flujo de moléculas de oxígeno de la sangre a los tejidos.

El transporte del anhídrido carbónico en la sangre es diferente al del transporte del oxígeno. Sin embargo, se aplican los mismos factores de tensiones y presiones parciales. Parte del anhídrido carbónico en la sangre está simplemente en un estado de disolución y ésta es la forma en la que el gas se libera en los alvéolos. Sin embargo, ésta constituye sólo una pequeña cantidad del contenido total de

anhídrido carbónico de la sangre; la mayor parte está en la forma de bicarbonato. Cantidades considerables de anhídrido carbónico disuelto se convierten, por la acción de una enzima (anhidraza carbónica) en ácido carbónico. Finalmente, parte del anhídrido carbónico viaja en combinación con las proteínas del plasma o con la hemoglobina. Las reacciones que se realizan para llevar a cabo estas combinaciones son reversibles. Las diferencias de concentraciones que existen en los capilares o en los pulmones hacen cambiar estas reacciones en la dirección apropiada, haciendo que el anhídrido carbónico unido se libere para que forme una solución en el plasma sanguíneo, y desde allí pase al aire alveolar para la exhalación.

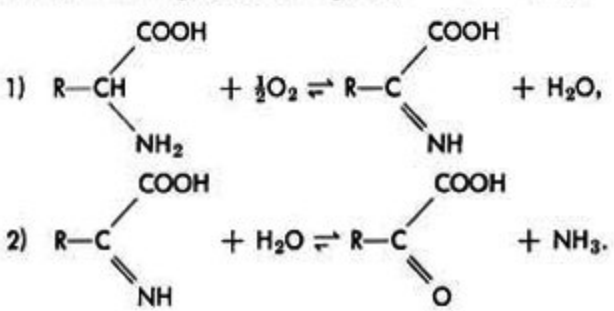
10-16 EXCRECION

Un resultado inevitable del metabolismo es la producción de materiales de desecho. El proceso mediante el cual estos materiales de desecho salen del cuerpo de un organismo se llama **excreción.** Los pulmones, en consecuencia, son órganos excretores porque excretan anhídrido carbónico y agua hacia el aire alveolar; el colon es un órgano excretor, porque arroja el exceso de hierro y calcio hacia las materias fecales que pasan a través de él, y el hígado arroja pigmentos biliares en el duodeno por medio del conducto biliar.

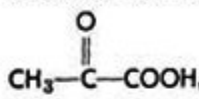
En los animales complejos, los **riñones** son los principales órganos de excreción. En los riñones se excretan la gran mayoría de los desperdicios nitrogenados del catabolismo de las proteínas. Sin los riñones, el hombre y otros animales complejos morirían debido a la acumulación de estos materiales de desecho altamente nocivos.

La presencia de riñones no es de ninguna manera universal en el mundo animal. Lo mismo que en el caso de los sistemas circulatorio y respiratorio, solamente los animales que tienen células que no están expuestas al medio acuoso que los rodea tienen necesidad de algún sistema excretorio. La «necesidad» de un sistema excretorio, desde luego, no produce su evolución. La selección natural favorece cualquier variación que permita que un organismo multicelular elimine más efectivamente sus productos de desecho. La acumulación de estas variaciones durante períodos largos de tiempo llevaría al desarrollo de un sistema excretorio complejo, como el que se encuentra en los mamíferos.

En el Capítulo 7 se vio que los aminoácidos pueden entrar en las principales vías del metabolismo animal. Al ocurrir esto, los aminoácidos son **desaminados;** es decir, se separan sus grupos amínicos. La desaminación ocurre a través de la reacción siguiente, la cual consta de dos pasos (la R significa el grupo de átomos característico para cada tipo de aminoácidos):



Supóngase, por ejemplo, que el aminoácido que entra en la reacción anterior es alanina. En la alanina, el grupo R es un grupo metilo, CH_3. Por lo tanto el producto de la reacción anterior es



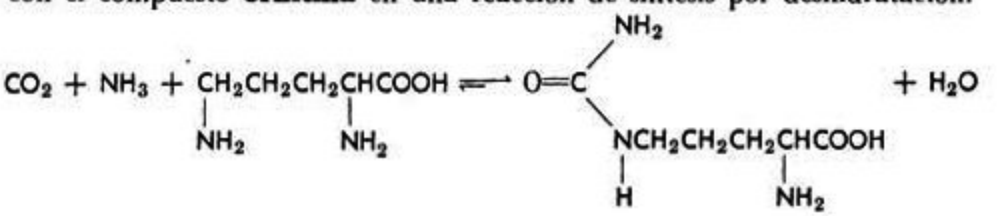
o ácido pirúvico. El ácido pirúvico se puede utilizar como un esqueleto sobre el cual se puede construir otro aminoácido o puede ser oxidado para producir energía para la síntesis de ATP de la manera que puede hacerlo el ácido pirúvico producido por la ruptura de la glucosa en la glicólisis (ver la Sección 7-6).

Nótese, sin embargo, que al producirse el ácido pirúvico a partir de aminoácidos en lugar de glucosa, ocasiona la formación de un material de desecho diferente, el **amoníaco** (NH_3). El amoníaco es muy soluble, factor que ayuda a su transporte. Pero es además altamente tóxico. Como consecuencia, si se excreta como amoníaco, debe estar presente en el cuerpo en soluciones muy diluídas. Se necesitarían grandes cantidades de agua y el fluido que contiene desperdicios nitrogenados (**urina**) debería salir del cuerpo en una forma de flujo casi continuo. No es sorprendente, por lo tanto, encontrar que los animales que excretan desperdicios nitrogenados en la forma de amonio tienen un habitat acuático en el cual no tienen peligro de deshidratación.

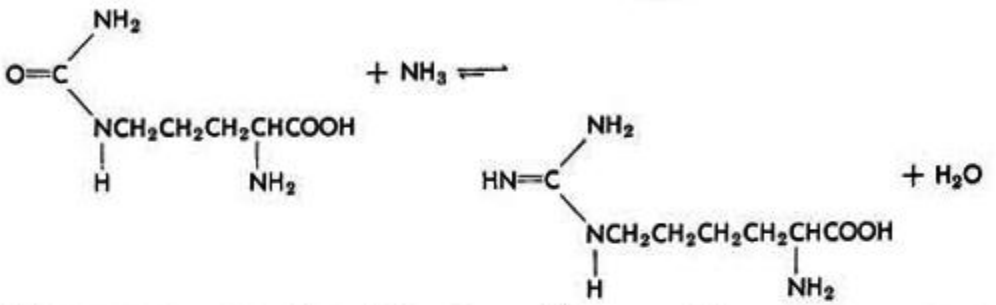
Los animales terrestres se encuentran en una situación muy diferente. Lejos de estar rodeados de una cantidad de agua ilimitada, tienen el problema de la conservación del agua dentro de sus cuerpos. La pérdida del agua necesaria para mantener la dilución de amonio a una concentración no peligrosa sería fatal. Estos animales, en consecuencia, convierten el amoníaco ya sea en **ácido úrico** o en **urea.**

El ácido úrico ($C_5H_4N_4O_3$) se halla en la forma de cristales sólidos. Debido a que los cristales son insolubles, se pueden conservar en el cuerpo por períodos de tiempo considerables. Los insectos, aves y reptiles excretan el amoníaco en la forma de ácido úrico. Como estos animales ponen sus huevos en la tierra, los embriones deben tener alguna manera de mantener los productos de desecho nitrogenados dentro del huevo hasta que salen del cascarón; el ácido úrico les presenta una forma conveniente, puesto que su insolubilidad previene la reabsorción. Pero la insolubilidad del ácido úrico proporciona otro beneficio, pues sale del organismo con las materias fecales en un estado cristalino seco reduciendo así la pérdida de agua del cuerpo.

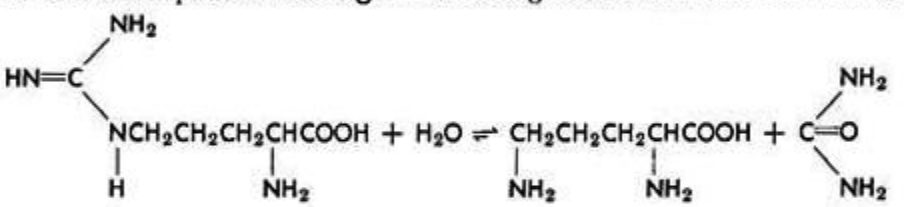
La urea, lo mismo que el amoníaco, es muy soluble. Sin embargo, en contraste con el amoníaco, no es demasiado tóxica a menos que esté presente en concentraciones relativamente altas. La formación de urea es un proceso químico que sigue varios pasos y tiene lugar, casi en su totalidad, en el hígado. El anhídrido carbónico y el amoníaco liberados por la desaminación de los aminoácidos se combinan con el compuesto **ornitina** en una reacción de síntesis por deshidratación.



Este nuevo compuesto es la **citrulina.** La citrulina, a su vez, se combina con más amoníaco. Esta reacción también procede por síntesis a través de deshidratación.



El nuevo compuesto es la **arginina.** La arginina se combina entonces con agua.



Los dos compuestos que se forman son ornitina y urea. La ornitina puede utilizarse de nuevo en el proceso de formación de urea. Por lo tanto, la formación de urea es otro buen ejemplo de un ciclo de reacciones bioquímicas, que nos recuerda el ciclo de Krebs o ciclo del ácido cítrico, discutido en el Capítulo 7.

Del hígado, la urea sale disuelta en la sangre, desde la cual se filtra y excreta. Su filtración, excreción y transporte es trabajo del sistema excretorio de los mamíferos. El principal órgano para la filtración en este sistema es el riñón.

10-17 LOS RIÑONES

Las relaciones anatómicas entre los riñones y el resto del sistema excretorio se muestran en la Fig. 10-14. En el hombre, el par de riñones está colocado en la «parte de atrás», inmediatamente por encima de los huesos de las caderas. La orina que ha sido filtrada por cada uno de los riñones pasa a través del uréter a la vejiga urinaria para almacenarse allí temporalmente. La vejiga se vacía ocasionalmente y la orina pasa al exterior por medio de la uretra.

Cada riñón está irrigado por una arteria renal, que se origina en la aorta. La sangre sale de los riñones a través de la vena renal y pasa a la circulación general por medio de la vena cava inferior. En relación con el tamaño del órgano que irrigan los vasos sanguíneos renales son los más grandes del organismo. Más de la quinta parte de la sangre total en el cuerpo humano, pasa a través de los riñones cada pocos minutos, asegurando así que la concentración de urea no llegue a proporciones peligrosas.

Cuando se observan en una sección, los riñones aparecen formados de una **región cortical** externa y una **región medular** interna. La última está formada en su mayor parte por túbulos que van desde la corteza hasta la pelvis renal, en

donde desembocan. La pelvis renal es una cavidad dentro de cada riñón que termina en el uréter. Es razonable concluir, teniendo en cuenta esta organización, que es en la corteza en donde ocurre la eliminación de la orina de la sangre.

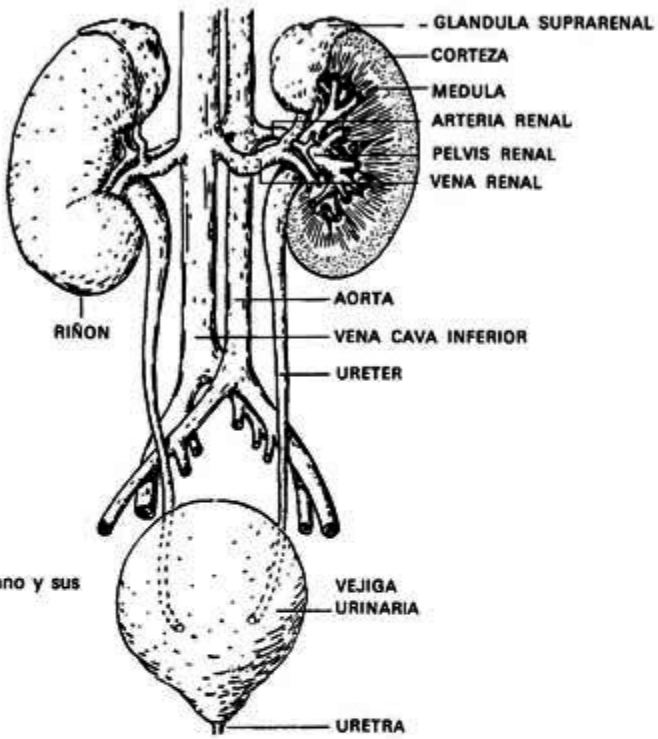


FIG. 10-14. El sistema excretorio humano y sus vasos sanguíneos.

El examen microscópico de la corteza apoya esta conclusión. Si los túbulos de la región medular se siguen hasta la corteza, se observa que cada uno se origina de una pequeña estructura en forma de copa, la **cápsula de Bowman.** Cada cápsula, a su vez, rodea un conjunto de capilares, que toman el nombre de **glomérulo.** Siguiendo el flujo de la sangre en sentido inverso encontramos que los capilares glomerulares se originan de la arteria renal. Es, pues, entre el glomérulo y la cápsula de Bowman, en donde debe realizarse la extracción vital de la urea y de otros productos de desecho de la sangre. La sangre que parte del glomérulo, ahora libre de desechos, sale finalmente de los riñones por medio de la vena renal.

Sin embargo, no sale directamente. La vénula que vacia la sangre de los glomérulos se rompe primero en capilares. Estos capilares rodean el túbulo urinario que sale de la cápsula de Bowman. Corto trecho después de dejar la cápsula, el túbulo sigue un camino tortuoso. En un punto se adelgazan sus paredes antes de continuar como un túbulo colector hacia la región medular. La Fig. 10-15 muestra las relaciones del glomérulo, la cápsula de Bowman, el túbulo colector y los vasos sanguíneos asociados. Estas partes, en conjunto, forman una unidad secretora o **nefrón** (de los cuales hay aproximadamente un millón en cada riñón). Es en el nefrón en donde se lleva a cabo el trabajo principal de los riñones.

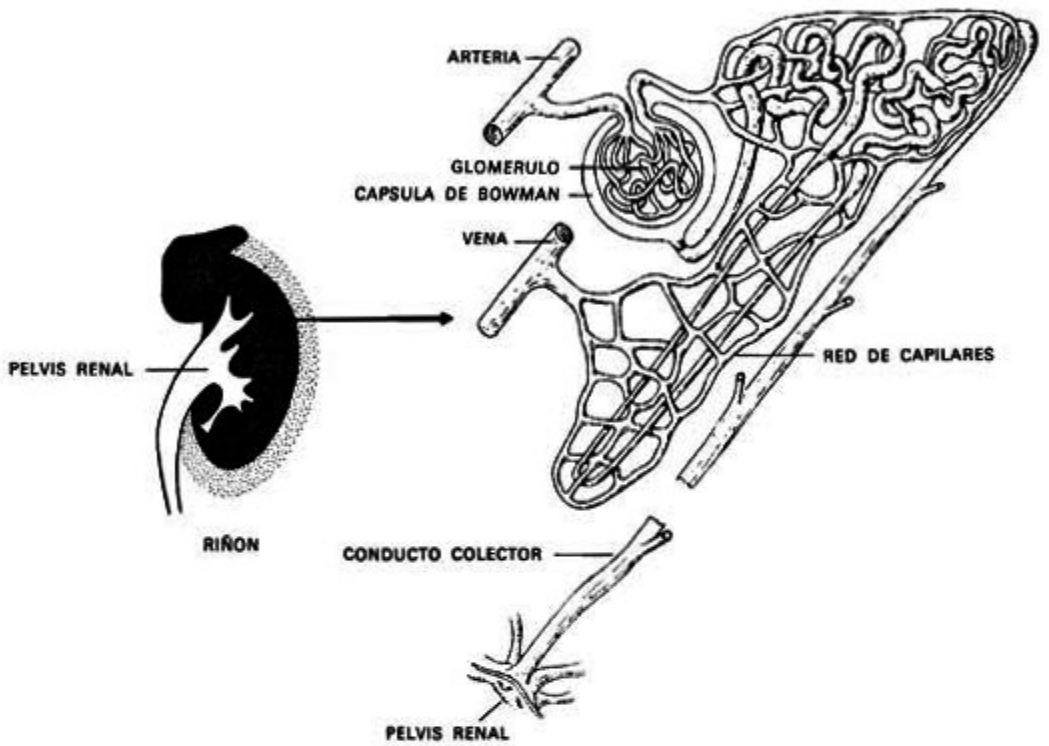


FIG. 10-15. Un nefrón. En la corteza de cada riñón humano se encuentran más de un millón de estas pequeñas unidades de filtración. Nótese que el tubo que vacía la cápsula de Bowman antes de terminar en un conducto colector muestra algunas regiones especializadas.

10-18 EL PROCESO DE FILTRACION

Las investigaciones histológicas revelan que las delgadas paredes de la cápsula de Bowman se asemejan mucho a las de los alvéolos. Recordando que las células que recubren los alvéolos tienen muy poca función en el movimiento de materiales a través de ellos, es razonable formular la hipótesis, de que el retiro de productos de desecho de la sangre, como la urea, depende exclusivamente de procesos puramente físicos, como la difusión, la ósmosis y la filtración. La sangre que llega tendría una concentración de urea relativamente alta y el túbulo, puesto que tiene un escurrimiento constante, debería tener una concentración baja; en consecuencia, los procesos de ósmosis y difusión serían suficientes para alcanzar el paso de materiales de desecho desde los capilares del glomérulo hasta los túbulos de la cápsula. Desde luego que la filtración estaría también relacionada, puesto que elementos propios de la sangre suspendidos en el plasma, tales como células sanguíneas y plaquetas no pasan a través de los capilares o de las paredes del túbulo. Tampoco, pasan bajo condiciones normales las proteínas que forman parte del plasma.

Esta hipótesis se podría proponer en la siguiente forma:

Hipótesis: *Si...* los procesos físicos como ósmosis, difusión y filtración son los principales responsables del movimiento de materiales desde los capilares de glomérulo a la cápsula,...

Predicción: *entonces...* la orina en la cápsula de Bowman debe tener la misma composición que el plasma sanguíneo, exceptuando sus proteínas.

He aquí un caso en el que la verificación de una hipótesis tuvo que posponerse hasta que el desarrollo de habilidades técnicas apropiadas permitieron la realización del experimento. La cavidad dentro de la cápsula de Bowman tiene menos de 0,1 mm. de diámetro. El problema de extraer suficiente líquido para un análisis químico es inmenso. A pesar de esto, se ha realizado una extracción apropiada por medio de finos tubos de succión hechos de cuarzo. Como se predijo, exceptuando las proteínas, el fluido capsular tiene esencialmente la misma composición del plasma sanguíneo.

Por lo tanto, parece que las membranas de los capilares glomerulares y la cápsula de Bowman sirven simplemente como filtros selectivos para prevenir el paso hacia el saco capsular de elementos propios de la sangre (como células sanguíneas y plaquetas) y de proteínas del plasma. Sin embargo, aunque los factores físicos como ósmicos y difusión son suficientes para explicar el movimiento de moléculas a través de membranas desde una región de una concentración alta a una de concentración baja, no son suficientes para explicar el paso rápido de fluidos desde el plasma sanguíneo hasta la cápsula. Y como se ha visto, las células que recubren, aparentemente no llevan a cabo ningún trabajo relacionado con este movimiento. De aquí que la energía mecánica para este movimiento debe provenir únicamente de otra fuente, la presión sanguínea. Esta hipótesis restante se puede formular y probar en la siguiente forma:

Hipótesis: *Si...* la presión sanguínea provee la energía mecánica responsable de los movimientos de fluido del plasma sanguíneo glomerular al saco capsular,...

Predicción: *entonces...* la producción de orina debería tener una relación directa con la presión sanguínea.

Este experimento se efectúa de la siguiente manera: se insertan tubos de desagüe en el uréter de un perro anestesiado, y se colecta y registra la cantidad de orina por unidad de tiempo. La presión sanguínea se puede disminuir sangrando al animal; la administración de drogas que causan constricción de los vasos sanguíneos puede elevar la presión. Los resultados apoyan la predicción cuando la presión sanguínea es baja se reduce la producción de orina, mientras que cuando la presión sanguínea es alta, se aumenta el flujo de orina.

10-19 REABSORCION: EL PASO FINAL

El análisis químico de muestras de orina extraídas en cualquier punto entre los túbulos medulares y la uretra revela que no hay diferencias importantes entre ellos. Evidentemente, desde luego, que la extracción vital de orina y el proceso

de preparación se completan enteramente dentro de la corteza renal. Un análisis químico comparativo de los fluidos en la cápsula de Bowman y del fluido que sale de la uretra, muestra diferencias marcadas. Primero, con respecto a los solubles, la orina final es mucho más concentrada que el fluido capsular. Para explicar esto, se ha propuesto la hipótesis de que se reabsorben grandes cantidades de agua del fluido capsular a medida que éste pasa a lo largo del recorrido entre la cápsula y los tubos medulares:

Hipótesis: *Si...* se reabsorbe agua del fluido capsular a medida que el fluido pasa a lo largo de los túbulos urinarios,...

Predicción: *entonces...* Cuanto más distancia haya entre la cápsula y el sitio en donde se toma la muestra, mayor intensidad de color habrá en el colorante que se inyecta en la sangre y que pasa hacia el nefrón.

El razonamiento aquí, desde luego, es que la reabsorción de agua, si ocurre, aumentaría la concentración de las moléculas de colorante por unidad de volumen del fluido y, por lo tanto, intensificaría el color. Las predicciones son correctas y la hipótesis recibió apoyo experimental. Los análisis experimentales más precisos muestran que en el hombre pasan al saco glomerular más o menos 180 litros de fluido por día. Aun siendo así, sólo 1,5 litros se excretan como orina. Estos resultados indican una reabsorción de más o menos 99%.

La evidencia anatómica que apoya la hipótesis de la reabsorción es suministrada por el hecho antes mencionado, o sea, que los capilares que salen del glomérulo no salen inmediatamente del riñón, sino antes se asocian íntimamente con los túbulos urinarios en una parte a lo largo del trayecto en su salida de la cápsula. El adelgazamiento de los túbulos en una parte de su camino tortuoso también apoya esta hipótesis; este adelgazamiento brinda un área superficial mayor por unidad de volumen para que ocurra la reabsorción. La naturaleza bastante viscosa de la sangre que sale del glomérulo en comparación con la naturaleza más acuosa en las venas renales, también está de acuerdo con esta hipótesis. Sin embargo, los análisis químicos precisos aclaran que la absorción de agua sola no es suficiente para explicar la diferencia en composición química entre el fluido capsular y la orina. Ciertos disolventes están más concentrados que otros; una hipótesis en la que la reabsorción de agua fuera el *único* factor que funcionara, predeciría otra cosa. Por ejemplo, la concentración de sodio en la sangre y en la orina es más o menos similar, mientras que la concentración de urea difiere por un factor de aproximadamente 70. La orina de la vejiga urinaria, no contiene normalmente glucosa; la orina capsular sí. La glucosa, por lo tanto, se debe reabsorber *en contra de un gradiente de concentración*. Las células que recubren los túbulos urinarios, deben en consecuencia, llevar a cabo un trabajo para mover la glucosa de nuevo hacia la sangre. El examen citológico de los túbulos del riñón, revela que las células son de naturaleza glandular y que poseen características de células que realizan trabajo; así, por ejemplo, están equipadas con mitocondrias.

A veces puede ocurrir que en la sangre se encuentra una cantidad anormal de glucosa. Esta situación se da en los casos de personas con diabetes. En tales casos, la glucosa se encuentra en la orina, un hecho que brinda una manera sencilla para hacer un examen para la diabetes. Evidentemente, si la concentración

de glucosa en la sangre excede un cierto valor, las células de los túbulos urinarios son incapaces de devolver toda la glucosa a la sangre; el exceso se «derrama» y aparece en la orina. El mismo fenómeno umbral se encuentra en otras sustancias que normalmente reabsorben las células de los túbulos. Sin embargo, la concentración que representa un umbral puede variar de una sustancia a otra. Este hecho sugiere, por sí sólo, que el proceso de reabsorción es solamente una parte de la historia, y que una explicación completa debe esperar hasta que se alcance un entendimiento completo del trabajo celular en general. Trabajos recientes con isótopos, por ejemplo, indican que las células tubulares pueden además realizar trabajo moviendo ciertas sustancias *de la sangre a la orina*, lo mismo que en la dirección inversa. Las primeras investigaciones sobre el trabajo del riñón utilizando técnicas de análisis de fluidos encontrados en varios puntos durante el proceso, parecen haber considerado solamente la diferencia neta entre los flujos opuestos que se mueven a través de las paredes de los túbulos urinarios. Este trabajo analítico también se relaciona indirectamente con la *naturaleza* de las fuerzas de reabsorción involucradas (esto es, difusión, transporte activo, etc.) lo mismo que con los factores que inducen a las células del tubo a comenzar su trabajo. Al reabsorber iones bicarbonato, por ejemplo, el riñón ayuda a mantener una ligera basicidad en la sangre, mientras que al mismo tiempo, a medida que secreta iones hidrógeno en la orina, la torna ligeramente ácida. Así, pues, el riñón, lo mismo que cualquier mecanismo respiratorio, juega un papel importante en mantener el pH propio de la sangre, y trabajar en pro de una coordinación delicadamente balanceada con estos mecanismos. En el capítulo 12, se prestará mayor atención a las interrelaciones fisiológicas que existen entre varios órganos del cuerpo y la función que desempeñan estas interrelaciones en el mantenimiento del ambiente interno del cuerpo compatible con la vida.

10-20 CONCLUSION

En este capítulo hemos discutido la anatomía y fisiología de los sistemas y órganos animales más directamente relacionados con la ingestión y el proceso de alimentación, la única fuente de energía y de material de combustión para el animal.

Después de la ingestión, la conversión química de alimentos en una forma que puede absorberse (digestión), es seguida por la eliminación de materiales no utilizables, así como por el transporte y la asimilación de materiales utilizables en los tejidos del organismo. El transporte debe llevarse a cabo por medio del sistema circulatorio, es decir, el corazón, los vasos sanguíneos, la sangre y el sistema linfático.

Sin embargo, no es suficiente llenar un horno con material combustible. Se debe proveer aire para proporcionar el oxígeno necesario para la reacción de combustión y un medio de hacer desaparecer los desechos gaseosos. En una forma similar, si un animal debe oxidar su alimento, se le debe proveer con un agente oxidante, y se debe eliminar los productos resultantes de la reacción para mantener el equilibrio desplazado en la dirección apropiada. Este agente oxidante es el oxígeno; la extracción de éste a partir del aire, y la liberación de desechos de an-

hídrido carbónico y agua, son trabajos del sistema respiratorio. De nuevo se necesita el sistema circulatorio para actuar como un agente de transporte entre el sistema respiratorio y las células que respiran en el cuerpo del animal.

Finalmente, lo mismo que el hombre puede quemar algo, pero no todo lo que se encuentra dentro de un basurero, la oxidación de los materiales de combustión deja productos que presentan un problema especial para retirarlos. En un organismo viviente, estos productos son los desperdicios nitrogenados del catabolismo de las proteínas. El riñón provee un medio especial para la liberación de tales desechos.

EJERCICIOS

1. Trace a lo largo del sistema digestivo la vía que seguiría un bocado de alimento que contiene proteínas, grasas y carbohidratos. Discuta los cambios que se llevan a cabo en los tipos de alimento a medida que pasan a través del sistema digestivo.

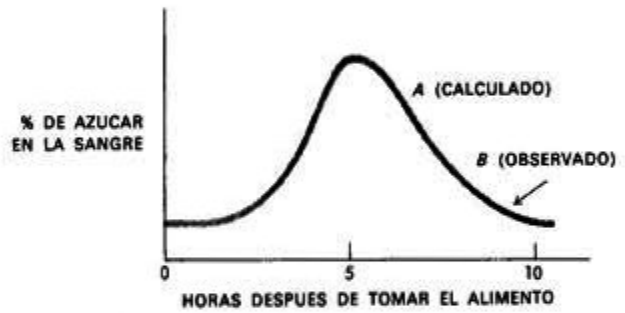


FIG. 10-16

2. Observe la Fig. 10-16. Si calculamos la cantidad de azúcar que puede absorber un animal en su dieta, lo mismo que la velocidad con que el animal quema la glucosa en un período de 12 horas, el porcentaje de azúcar en la sangre debe variar de acuerdo con la curva A en la gráfica. Sin embargo, las medidas reales muestran que la cantidad de azúcar en la sangre es considerablemente menor. Otras evidencias muestran que la cantidad de azúcar en la sangre es considerablemente menor en la vena hepática que en la vena porta. Sugiera una hipótesis para explicar estos resultados. Diseñe un experimento para verificar su hipótesis.
3. ¿Qué es emulsificación? ¿Por qué precede a la hidrólisis durante los procesos de digestión?
4. ¿Qué factores son responsables del movimiento de materiales a través de la pared intestinal (paredes de las vellosidades) durante la absorción?
5. ¿En qué sentido es diferente la absorción de grasa (en términos de vías) de la de los carbohidratos y las proteínas?

TABLA 10-3

	CONCENTRACION DE		
	AMINOACIDOS	UREA	GLUCOSA
VENA PORTA	8,0 mg. por 100 cc.	30,0 mg.	80,0 mg.
VENA HEPATICA	6,0 mg.	30,7 mg.	81,0 mg.

6. Después de un período de subalimentación que acaba con el glicógeno del hígado, un animal se alimenta con puras proteínas. Se analizaron ciertos constituyentes de la sangre en la vena hepática y en la vena porta y los resultados se registraron en la tabla 10-3. Estudie esta tabla,

y después dé un juicio sobre las proposiciones de (a) a (d). Si la proposición es válida de acuerdo con la evidencia, ponga una A al lado de la frase; si la frase es contradictoria de acuerdo con la evidencia, escriba una B; si la frase no se puede juzgar de acuerdo con la evidencia, escriba una C.

a) El hígado eliminó amioácidos del sistema circulatorio.
b) La urea se elabora o se conserva en el hígado.
c) El hígado elabora o mantiene almacenada una reserva de azúcar.
d) La adrenalina fue la responsable del aumento de 80 mg. por 100 cc. a 81 mg. por 100 cc. en el contenido de glucosa en la sangre.

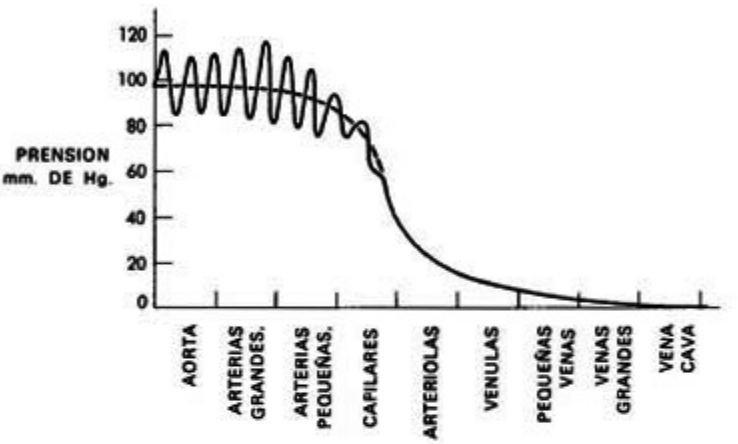


FIG. 10-17

7. Conteste las dos partes de esta pregunta en base a la información contenida en la Fig. 10-17.
   a) Explique por qué la curva de presión desciende cada vez más a medida que se aleja del corazón.
   b) Puesto que la presión sanguínea en las dos venas cavas parece alcanzar el punto cero, qué fuerza deberá ser responsable del movimiento de la sangre en el lado izquierdo del corazón?
8. La Fig. 10-18 es una vista esquemática de una red capilar que rodea un grupo de cuerpos celulares.
   a) El oxígeno se difunde hacia las células del cuerpo en *B* en lugar de difundirse en *A* principalmente, porque:

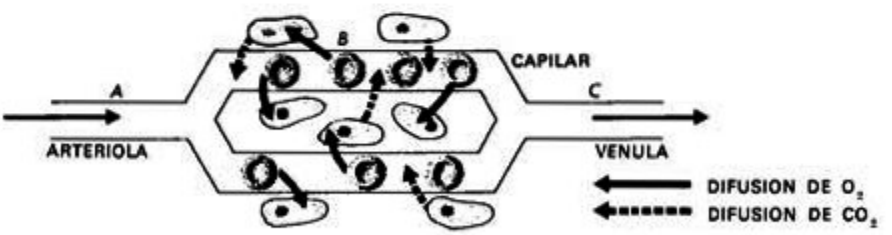


FIG. 10-18

   i) En *A* la presión producida por las fuerzas ejercidas por las células del cuerpo contra las paredes externas de las arteriolas es muy grande.
   ii) A medida que la arteriola se divide en numerosos capilares, la presión es menor en *B* que en *A*.
   iii) La sangre viaja muy rápidamente en *A*.
   iv) La sangre viaja muy despacio en *A*.
   v) Ninguna de las razones antes mencionadas.

b) El aumento de la presión sanguínea en *A:*
   i) Aumentaría la proporción de difusión de oxígeno en *B*.
   ii) Disminuiría la proporción de difusión de oxígeno en *B*.
   iii) No afectaría la difusión de oxígeno en *B*.
   iv) Probablemente ocasionaría la ruptura de la arteria.

c) La presión ejercida en la sangre dentro de la arteriola *A* viene de:
   i) Fricción solamente.
   ii) Fuerzas ejercidas por las células corporales que la rodean.
   iii) Acumulación de anhídrido carbónico en los tejidos que la rodean.
   iv) La acción de bombeo del corazón.

d) El anhídrido carbónico se difunde desde las células del cuerpo hacia los capilares en *B*, porque:
   i) La presión en *B* es menor que la que hay dentro de las células del cuerpo.
   ii) La presión en *B* es mayor que la que hay dentro de las células del cuerpo.
   iii) Hay más concentración de anhídrido carbónico dentro de las células que en *B* en el capilar.
   iv) Todas las respuestas anteriores.
   v) Ninguna de las respuestas anteriores.

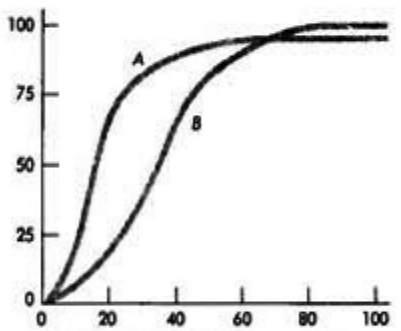


FIG. 10-19.

9. La Fig. 10-9 es una gráfica que muestra la relación entre la presión de oxígeno y el porcentaje de moléculas de hemoglobina que están completamente saturadas con moléculas de oxígeno. Estas dos curvas representan dos tipos comunes de hemoglobina en el reino animal. Recordando que la presión de oxígeno de los pulmones o agallas en un organismo es mayor que la que hay en los tejidos, responda las siguientes preguntas.
   a) ¿Qué tipo de curva representa el tipo más eficiente de hemoglobina para animales terrestres? (Nótese que la presión de oxígeno promedio en los pulmones es más o menos 40 mm. de Hg.).
   b) ¿Qué tipo de curva representaría mejor la mioglobina en los músculos de los mamíferos terrestres? ¿Por qué?
   c) ¿Qué tipo de curva representaría mejor la curva de la hemoglobina para la llama, un animal que vive en las partes altas de los Andes, en una atmósfera en donde la presión de oxígeno es muy baja?
   d) Considerando que los fetos de los mamíferos deben obtener todo su oxígeno a partir de la corriente sanguínea de la madre, ¿qué curva representaría mejor la hemoglobina fetal?
10. Describa el curso que toma la sangre a través del corazón de los mamíferos.
11. ¿Qué diferencias en la estructura del corazón son aparentes entre una rana y un mamífero? ¿Qué significado tienen estas diferencias?
12. Estudie la tabla 10-4, que muestra las cantidades relativas de los varios gases en los alvéolos y en la sangre (expresada como presión relativa de gas), después evalúe cada una de las propo-

TABLA 10-4

GAS	AIRE ALVEOLAR	SANGRE VENOSA	SANGRE ARTERIAL
OXIGENO	104	40	100
ANHIDRIDO CARBONICO	40	45	40
NITROGENO	569	567	569

siciones desde (a) hasta (d), si la frase es correcta de acuerdo con los datos, escriba una A al lado de la pregunta; si la frase no es correcta de acuerdo con los datos, escriba una B; si la frase está de acuerdo con principios biológicos pero no se puede determinar con los datos que se presentan, escriba una C.

a) El oxígeno tiende a difundirse desde los espacios alveolares (alveólos) hacia los capilares de los pulmones.

b) Habría una tendencia relativamente mayor para que el anhídrido carbónico se difundiera desde la sangre venosa hasta los espacios alveolares, que para que el oxígeno se difundiera desde los espacios alveolares hasta la sangre venosa.

c) Hay relativamente poco movimiento de nitrógeno desde los espacios alveolares a la sangre, o viceversa.

d) Dentro de límites normales, la concentración de anhídrido carbónico de la sangre es más importante que la del oxígeno o la del nitrógeno para regular la velocidad respiratoria.

13. Observe la Fig. 10-20. Use las letras de la figura para indicar su respuesta en cada una de las cinco preguntas siguientes:

a) En la Fig. 10-20, ¿dónde esperaría Ud. encontrar una orina más similar a la que se excreta?

b) ¿En dónde esperaría Ud. encontrar sangre con la mayor concentración de urea?

c) Describa la condición de la sangre en el punto *D* en términos de propiedades físicas y composición de disolventes.

d) ¿Dónde encontraría Ud. la porción de filtrado glomerular que contiene la mayor cantidad de urea, glucosa y agua?

e) Describa qué le sucede a la mayor parte del agua que pasa hacia el filtrado glomerular.

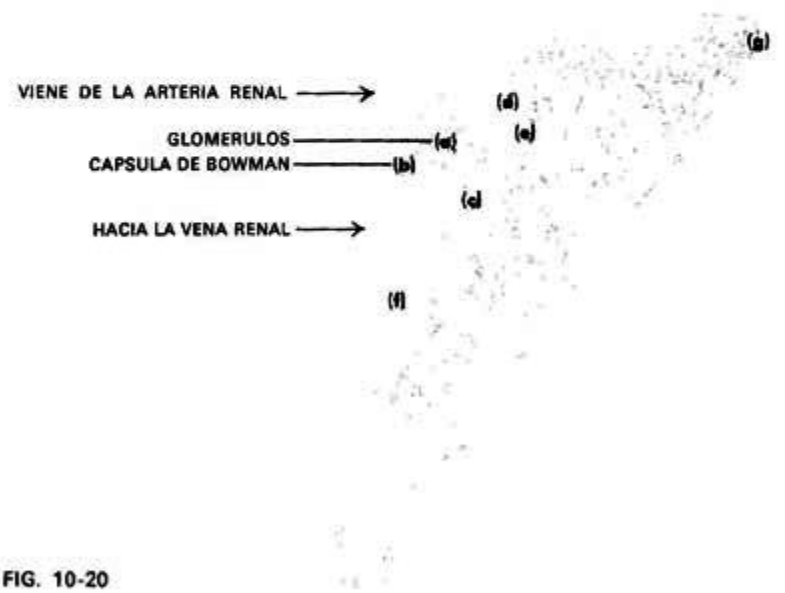


FIG. 10-20

14. Cuando se constriñen las arterias renales se produce el flujo de sangre a través de ellas a más o menos un 10% de su cantidad original. De los datos presentados en la Fig. 10-21 podría usted explicar cómo continúa funcionando el riñón en una forma más o menos normal (esto es, filtrando más o menos la misma cantidad de líquido por unidad de tiempo) bajo estas condiciones?

15. Un análisis del pH revela que la orina de algunos animales es altamente ácida, mientras que la de otros es altamente alcalina. Hay diferencias correspondientes en las dietas de estos grupos de animales. ¿Cuál de los siguientes juicios ofrece la mejor explicación para esta diferencia en la orina?
    a) Los riñones mantienen un balance en la dieta separando ciertos ácidos o álcalis del ambiente.
    b) Los riñones mantienen un pH constante en la sangre separando el exceso de ácido o de álcali que resulta de la dieta.
    c) El pH específico de la orina debe tener un nivel particular; no importa el consumo de ácidos o álcalis provenientes del ambiente.

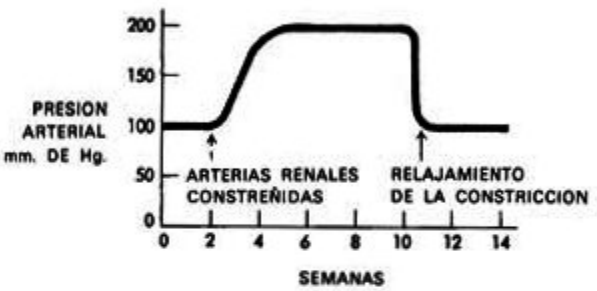


FIG. 10-21

LECTURAS SUGERIDAS

MAYERSON, H. S., «The Lymphatic System» *Scientific American,* junio de 1963, p. 80. Una discusión general del sistema linfático y su funcionamiento al mantener el estado de equilibrio en los fluidos tisulares del cuerpo.

PONDER, ERIC, «The Red Blood Cell.» *Scientific American,* enero de 1957, p. 95. Un buen resumen de la evidencia moderna sobre la estructura y función de los eritrocitos sanguíneos.

RUCH, THEODORE y JOHN F. FULTON, *Medical Physiology and Biophysics* (Philadelphia: W. B. Saunders & Co., 18th ed., 1960). Este es sin lugar a dudas el mejor libro en fisiología humana moderna. Este trabajo debe servir principalmente como una referencia.

SCHER, ALLEN, «The Electrocardiogram.» *Scientific American,* noviembre de 1961, p. 132. Una buena discusión de lo que se conoce hoy acerca del funcionamiento del corazón.

SCHMIDT-NIELSEN, KNUT, *Animal Physiology* (Englewood Cliffs, N. J.: Prentice-Hall, 1960). Este es un trabajo breve pero sin lugar a duda cubre los puntos importantes en fisiología animal. Generalmente, el tópico está bien explicado y requiere muy poca preparación preliminar.

SMITH, HOMER, *From Fish to Philosopher* (Sumnit, N. J.: CIBA Foundation, 1959). Una discusión excelente de la evolución en la estructura y la fisiología renal.

WIGGERS, CARL J., «The Heart» *Scientific American,* mayo de 1957, p. 75. Un artículo de revisión acerca de la estructura y función del corazón. Discute también la generación de los impulsos por el «nódulo seno auricular».

ZWEIFACH, BENJAMIN, «The Microcirculation of the Blood.» *Scientific American,* enero de 1959, p. 54. Este artículo discute la red capilar y cómo se lleva a cabo la abertura y el cierre de los capilares.

CAPITULO 11

FISIOLOGIA ANIMAL II: MOVIMIENTO Y COORDINACION

11-1 INTRODUCCION

La importancia de la energía liberada por un animal lo es solamente en términos de su asociación con una actividad de utilidad. Un animal que no hiciera nada más que descomponer moléculas de combustible sería como un automóvil cuyo motor está funcionando pero cuyos ejes no están engranados. Para un organismo viviente, engranar los ejes quiere decir encadenar los procesos liberadores de energía vital con los procesos que necesitan energía y que están asociados con la vida. En el capítulo anterior vimos cómo los materiales nutritivos se preparaban mediante su digestión, absorción y distribución por medio de la sangre para su ruptura durante los procesos de glicólisis y fermentación. En este capítulo consideraremos las maneras en que se utiliza la energía en dos actividades animales muy importantes: el movimiento y la coordinación.

La habilidad para moverse de un lado a otro es una característica que se ha asociado desde hace mucho con el reino animal. Sin embargo, para moverse efectivamente se necesita un sistema complejo de coordinación que ha obtenido su máximo desarrollo en el cuerpo vertebrado. Ninguna de estas actividades podría efectuarse si no estuviera acoplada con un proceso liberador de energía al nivel molecular. A medida que se consideran los procesos de movimiento y coordinación será importante ver no solamente la manera en la cual se cree que ocurre este acoplamiento, sino también los métodos mediante los cuales se ha alcanzado nuestro conocimiento de estos procesos.

11-2 LOS NERVIOS Y LOS MUSCULOS: POTENCIAL ELECTROQUIMICO

Todas las membranas celulares de cualquier tipo están, hasta cierto punto, **polarizadas,** es decir, hay una diferencia en el potencial eléctrico entre un lado de la membrana y el otro. En la mayoría de los casos, la parte externa de la célula está cargada positivamente con relación a la parte interna. La diferencia de potencial se debe a una distribución desigual de iones —una cantidad mayor de iones cargados positivamente están fuera y no dentro—. Esto se debe a una permeabilidad diferencial de la membrana en relación con ciertos iones. Por ejemplo, las membranas de la mayoría de las células no permiten que los iones sodio (Na^+) pasen a través de ellas, pero sí son, hasta cierto punto, permeables al potasio. Además, la mayoría de las células transportan activamente ciertos iones hacia el exterior, estableciendo, por lo tanto, una diferencia definida en las concentraciones de iones a lo largo de la membrana celular. Es esta diferencia de concentración entre los dos lados de una membrana celular la que establece un potencial eléctrico. La situación creada es entonces análoga a los niveles de agua en los dos lados de una represa. En el caso de la célula, la diferencia es en concentración iónica, y en el otro, es en los niveles de agua. Mientras que la represa permanezca impermeable al agua la diferencia en niveles permanecerá igual. En una forma similar, mientras que la membrana celular sea impermeable a un tipo de iones y este ion esté en una concentración mayor en un lado que en el otro, existirá un potencial.

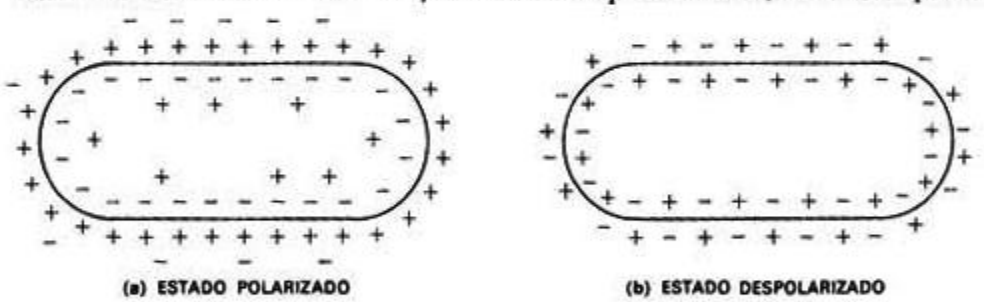


FIG. 11-1. Como se muestra en (a), la parte externa de una célula está generalmente cargada positivamente en relación con la parte interna. Esta diferencia, generalmente se puede medir y se le puede dar un valor en voltios (o milivoltios cuando se trata de potenciales muy pequeños). En (b), el potencial de la membrana ha caído a zero; entonces se dice que la membrana está despolarizada. Hay despolarización cuando la membrana permite el paso de iones a los cuales normalmente es impermeable. En el estado despolarizado, la distribución de iones positivos y negativos es igual en cada lado de la membrana.

Siempre que exista una diferencia de potencial entre dos lados de un sistema, ese sistema es capaz de realizar un trabajo. Al hacer el trabajo se baja la diferencia de potencial; la energía potencial se pierde a medida que el agua corre por encima de la represa para hacer girar un generador, o a medida que un tipo de iones se mueven desde una concentración alta hacia una concentración baja, a través de una membrana. En ambos casos se necesita gastar energía para restaurar el potencial. En el caso de la represa, se necesita bombear agua desde niveles más bajos para elevar su nivel al otro lado (o elevarlo utilizando la energía

solar para producir la evaporación y luego la precipitación). En el caso de la célula, se deben mover ciertos iones hacia afuera de la célula por medio de un transporte activo.

Como consecuencia, siempre que una membrana celular se altera permitiendo a través de ella el paso de iones que normalmente se mantienen fuera, el potencial disminuye. Esto significa que la concentración de ciertos iones es casi igual en ambos lados. Cuando el potencial baja a cero, se dice que la membrana está **despolarizada.** En la Fig. 11-1 se muestran el estado polarizado y el estado despolarizado en una membrana celular. Debido a que el potencial a través de una membrana celular está asociado con la distribución de iones cargados eléctricamente, se dice que su naturaleza es **electroquímica.** El potencial electroquímico a través de las membranas de las células nerviosas y musculares es particularmente alto. El alto potencial de las células nerviosas y musculares es una adaptación evolutiva única.

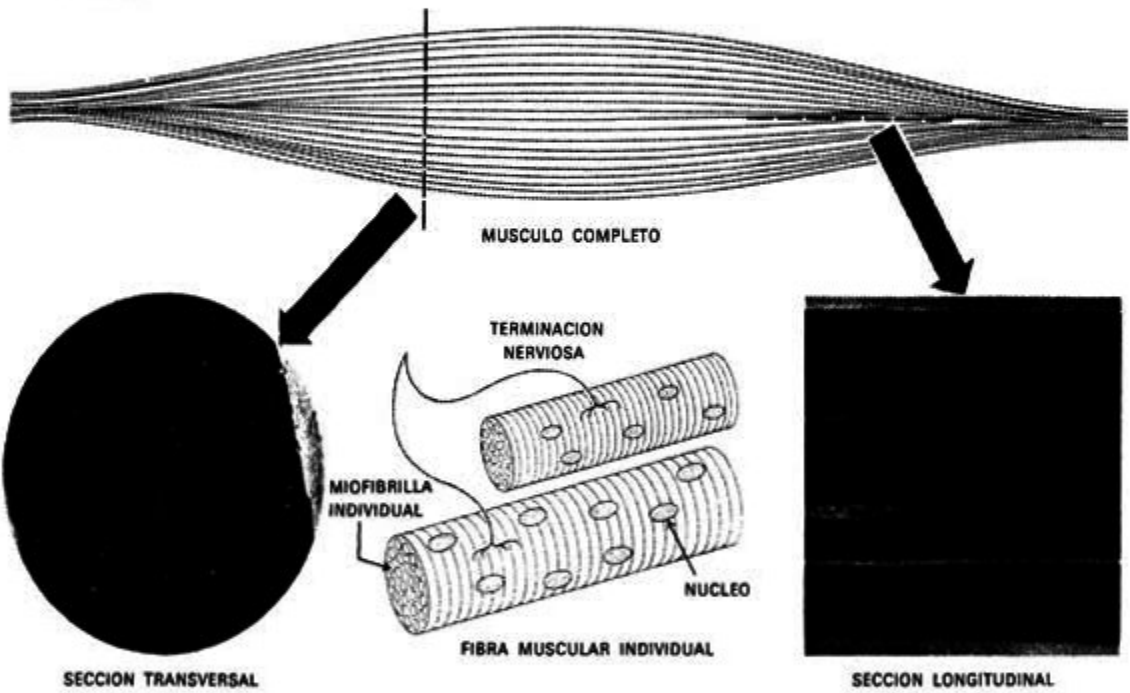


FIG. 11-2. Organización del tejido muscular a un macronivel. Estas observaciones se hicieron en microscopio de luz. (Fotos cortesía del profesor H. E. Huxley.)

11-3 LA ESTRUCTURA DEL TEJIDO MUSCULAR

Tal vez en ninguna parte del mundo animal se manifiesta mejor la relación entre la estructura y la función que en el estudio de las bases moleculares de la contracción muscular. Una sección transversal a lo largo de un músculo completo (como el biceps humano) muestra que está compuesto de muchas **fibras** musculares (Fig. 11-2). Estas fibras están organizadas paralelas la una a la otra y se extienden

de un extremo a otro del músculo. Las fibras nerviosas que penetran en el músculo terminan en cada fibra muscular. Son estas terminaciones nerviosas las que, activando fibras individuales, producen el estímulo en el músculo completo. Una sección longitudinal a través del mismo músculo, muestra fibras paralelas con bandas alternas claras y oscuras. Estas bandas, conocidas como estriaciones, son características del tejido muscular esquelético y cardíaco (pág. 125).

La fibra muscular individual es la unidad fundamental de estructura en el músculo intacto. Sin embargo, no es la unidad fundamental de contracción. Cada nervio que va a un músculo esquelético se ramifica de tal manera que un gran número de fibras musculares reciben estímulos del mismo nervio (Fig. 11-2 centro). Esta unidad mínima de contracción —el grupo de fibras estimuladas por el impulso de un sólo nervio— se conoce como una **unidad motora.** Cuanto menor sea el número de fibras estimuladas por cada nervio, mayor será la precisión del control de los movimientos. Por lo tanto, en los músculos que controlan los movimientos de los ojos sobre los cuales tenemos un control muy preciso, solamente seis o diez fibras musculares están inervadas por cada neurona. Por otra parte, en músculos como el biceps, sobre los cuales tenemos un control menos preciso, una sola neurona puede activar muchos miles de fibras musculares.

FIG. 11-3. Comparación de patrones de contracción (a) para una fibra muscular individual, o para una unidad motora y (b) para un músculo completo. El primero muestra la respuesta de todo o nada, mientras que el último muestra un aumento gradual en la contracción a medida que la intensidad del estímulo aumenta gradualmente.

Las observaciones muestran que, aunque un músculo completo es capaz de tener muchos grados de contracción, las fibras musculares individuales exhiben una **respuesta de todo o nada** (Fig. 11-3). Una fibra responderá solamente a un estímulo que exceda un cierto **umbral** de intensidad. Por encima de este umbral, la fibra responderá con una contracción completa, no importando a qué distancia por encima del umbral esté la intensidad del estímulo. Los delicados niveles de respuesta que se notan en los músculos completos son el resultado de una variación en el número de unidades motoras que se ponen en operación a un tiempo dado. El número de unidades en operación se determina por el número de terminaciones nerviosas que llevan un impulso. En consecuencia, en un animal completo, el grado de respuesta muscular es directamente proporcional al número de unidades motoras activadas por el sistema nervioso.

Cada fibra muscular está rodeada por una membrana, a través de la cual hay un potencial electroquímico. La parte externa de la membrana está cargada positivamente con respecto a la parte interna. Un impulso nervioso hace que la membrana se despolarice y que se extienda una **corriente de acción** a lo largo de toda la fibra. De un modo que no se ha aclarado completamente, la reducción en el potencial de la membrana causa la contracción de la fibra muscular.

En el pasado, la interrogante acerca de cómo se contraía un músculo se había atacado desde dos direcciones diferentes. Un enfoque es el bioquímico; se relaciona con el análisis de los cambios químicos en el músculo resultantes de la contracción. El otro es biofísico y se basa en el uso de técnicas tales como la difracción por rayos X y el estudio con microscopio electrónico de los cambios en la anatomía de las fibras musculares durante la contracción.

11-4 CONTRACCION MUSCULAR: EL ENFOQUE BIOQUIMICO

El primer paso al tratar de aclarar el problema de la contracción muscular es determinar qué sustancias desaparecen y qué sustancias aparecen durante el proceso. Se puede demostrar que en las preparaciones musculares activas se consumen glicógeno, oxígeno, un compuesto de fosfato conocido como creatina fosfato y ATP, mientras que la cantidad de anhídrido carbónico, ácido láctico y fosfato inorgánico aumentan durante la contracción muscular. En base a esta información, se puede establecer una ecuación general tentativa:

$$\overbrace{\text{GLICOGENO} + \text{O}_2 + \text{CREATINA FOSFATO, ATP}}^{\text{Estas se consumen}} \rightarrow \overbrace{\text{CO}_2 + \text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3 + \text{P}_i}^{\text{Estas aumentan}}$$

en donde $C_3H_6O_3$ es ácido láctico y P_i es fosfato inorgánico.

Para unir las piezas del rompecabezas bioquímico de la contracción, los fisiólogos musculares han obtenido las siguientes observaciones experimentales:

1) Se ha observado que un músculo colocado en una atmósfera rica en oxígeno se contrae miles de veces antes de fatigarse. Sin embargo una hipótesis proponiendo que el oxígeno es esencial para la contracción no ha sido contradicha, pues un músculo colocado en una atmósfera libre de oxígeno (esto es, en puro nitrógeno) puede contraerse hasta 80 veces antes de fatigarse.

2) Alrededor de 1930, el bioquímico húngaro Albert Szent-Gyorgyi trabajando con músculos completos, retiró todos los componentes químicos del músculo con excepción de dos proteínas: la actina y la miosina. Esta preparación mantenía la apariencia estriada del músculo intacto. Szent-Gyorgyi observó que cuando se añadía una solución que contenía ATP e iones apropiados, los filamentos extraídos se contraían y las estriaciones se acercaban más. Este importante hallazgo demostró que las proteínas actina y miosina eran las responsables de la contracción en el músculo completo.

3) Otro experimento, también llevado a cabo hacia 1930, mostró que aunque se bloqueara la conversión de glicógeno a ácido láctico con un inhibidor específico

(yodo acetato), el músculo era todavía capaz de contraerse. Sin embargo, este músculo «envenenado», era capaz de contraerse sólo una tercera parte del número que se contraía un músculo normal.

A partir de esta información es posible sacar algunas conclusiones. Parece que es el ATP, y no el proceso oxidativo asociado con la ruptura de la glucosa, la fuente directa de energía para la contracción muscular. Es razonable inferir de aquí que la oxidación de la glucosa es la responsable de la generación del ATP consumido durante las contracciones musculares. El consumo de oxígeno se necesita entonces para reconstruír el aprovisionamiento de ATP que se ha gastado.

Sin embargo, esto no lo es todo. El compuesto fosfato de creatina se encuentra en gran cantidad en el tejido muscular. Parece utilizarse durante la contracción, pero ¿cuál es su trabajo exacto?

La siguiente información resume las observaciones relacionadas con la fuente de energía para la contracción muscular:

1) Un músculo sin oxígeno ni fosfato de creatina no se contrae.
2) Un músculo sin fosfato de creatina pero con ATP continuará contrayéndose hasta que el ATP se agote totalmente.
3) Un músculo al que se le da solamente fosfato de creatina no se contrae.
4) Un músculo sin ATP pero con fosfato de creatina y ADP se contrae. El análisis químico muestra que se ha sintetizado ATP. Cuando se acaba la fuente de ADP o de fosfato de creatina, el músculo deja de contraerse.

¿Qué conclusiones se pueden sacar de todos estos datos? Parece claro que, a pesar de que el ATP provee la energía directa para la contracción, el fosfato de creatina actúa como una reserva de grupos fosfato de alta energía. Cuando la reserva de ATP disminuye, los grupos fosfato de alta energía se transfieren al ADP, generando ATP. Cuando el músculo está en descanso, el ATP se está reformando por la fermentación y la glicólisis; los grupos fosfato pasan otra vez a la creatina formando de nuevo fosfato de creatina.

La relación entre estos procesos se resume en la Fig. 11-4. Debe existir un equilibrio entre las «reservas» de fosfato de alta energía del ATP y los del fosfato de creatina. Por lo tanto, la dirección de la reacción se dirige hacia donde exista demanda.

Puesto que realmente se conserva muy poco ATP dentro del músculo mismo, un exceso repentino en la actividad muscular acaba rápidamente con la reserva. A este punto el fosfato de creatina juega su papel; transfiere grupos fosfato de alta energía al ADP. Esta transferencia permite que el músculo trabaje a un esfuerzo máximo durante unos 15 segundos.

Sin embargo, en ejercicios muy activos, los 15 segundos no son suficientemente largos como para que las velocidades de respiración y circulación del cuerpo se adapten a las necesidades de oxígeno de los tejidos. Para responder a esta demanda, las células musculares producen ATP por fermentación. Esta fermentación produce ácido láctico, con una ganancia neta de dos ATP por molécula de glicógeno. Sin embargo, como se vio en el Capítulo 7, la fermentación representa una ganancia mínima si se considera la cantidad total de energía potencial contenida en una molécula de glicógeno; aunque la fermentación permite que el músculo

siga trabajando por un tiempo, la reserva de glicógeno, finalmente, se termina, y el ácido láctico se acumula en las células musculares y en el fluido extracelular. La acumulación de ácido láctico en los músculos produce la fatiga.

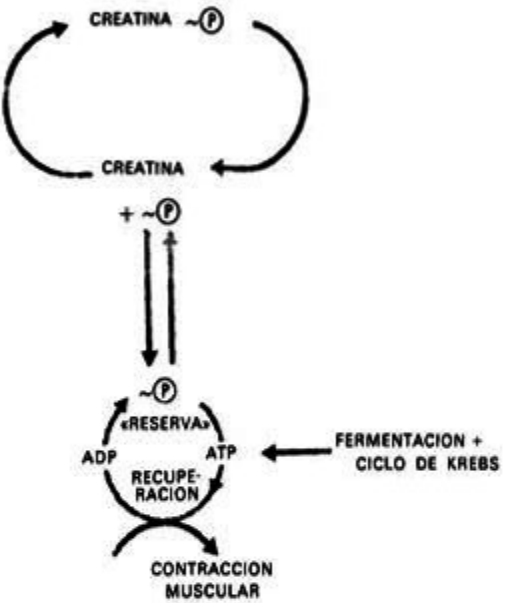


FIG. 11-4. La relación entre el fosfato de creatina y el ATP en el almacenamiento de energía para la contracción muscular. El fosfato de creatina provee grupos fosfato ricos en energía para reconvertir el ADP, producido en la contracción muscular, en ATP. Los enlaces fosfato de alta energía se generan finalmente por la fermentación y el ciclo de Krebs. Cuando la reserva de ATP en una célula es alta, el equilibrio de la reacción se dirige de tal manera que el ~Ⓟ pasa del ATP a la creatina. Cuando la reserva de ATP disminuye, el equilibrio se dirige en la dirección contraria pasando los ~Ⓟ del fosfato de creatina al ADP.

La fatiga es el resultado de la interacción de muchos factores. Uno de ellos es que la acumulación de ácido láctico baja el pH de las fibras musculares, reduciendo su capacidad para contraerse. Un segundo hecho es que durante el ejercicio prolongado y fuerte, se forma en el músculo un «déficit de oxígeno». El valor del déficit representa la cantidad de oxígeno que se necesita para oxidar el ácido láctico acumulado a anhídrido carbónico y agua. Cuando la célula muscular es muy activa, se continúa contrayendo con energía prestada, es decir, con la ruptura incompleta del glicógeno. Si la célula debe continuar funcionando tiene que pagar esta deuda tan pronto como el cuerpo suministre la cantidad de oxígeno necesaria. Este convenio tiene un gran valor de supervivencia para el organismo. Permite que los músculos continúen funcionando en un momento de necesidad, aunque el cuerpo no pueda responder a las necesidades del oxígeno en ese momento. Pero aun así, esto presenta un método por el cual se pueden restaurar las reservas durante períodos de actividad menos fatigantes.

El ácido láctico que se ha acumulado en los músculos durante el ejercicio se difunde hacia la sangre y se transporta hacia el hígado. En él, una quinta parte del ácido láctico se oxida completamente hasta agua y anhídrido carbónico, produciendo ATP. Este ATP se utiliza entonces para resintetizar glicógeno a partir del ácido láctico que queda. El glicógeno producido en el hígado es llevado de nuevo hacia los músculos en la forma de glucosa, en donde se transforma de nuevo en glicógeno por síntesis de deshidratación.

El tejido muscular es muy eficiente en cuanto a la utilización de energía, pues usa solamente una quinta parte del ácido láctico para reconstruír las cuatro quintas partes restantes en una forma de combustible utilizable. ¡Este mecanismo se podría comparar con la utilización de una quinta parte del material que sale por el tubo de escape en un automóvil para formar gasolina a partir de otros cuatro quintos! La evidencia actual indica que la contracción muscular tiene una eficiencia general de un 45 %.

11-5 CONTRACCION MUSCULAR: EL ENFOQUE BIOFISICO

La discusión en la Sección 11-4 se centró alrededor de un aspecto del problema de la contracción muscular: la naturaleza de las reacciones químicas comprendidas. Todavía queda el problema de cómo dos proteínas, la actina y la miosina, pueden producir efectivamente una contracción dentro de las fibras musculares. El microscopio electrónico ha sido inmensamente valioso para estudiar la estructura molecular del músculo y ha brindado, de este modo, una idea sobre cómo podrían funcionar la actina y la miosina para producir la contracción.

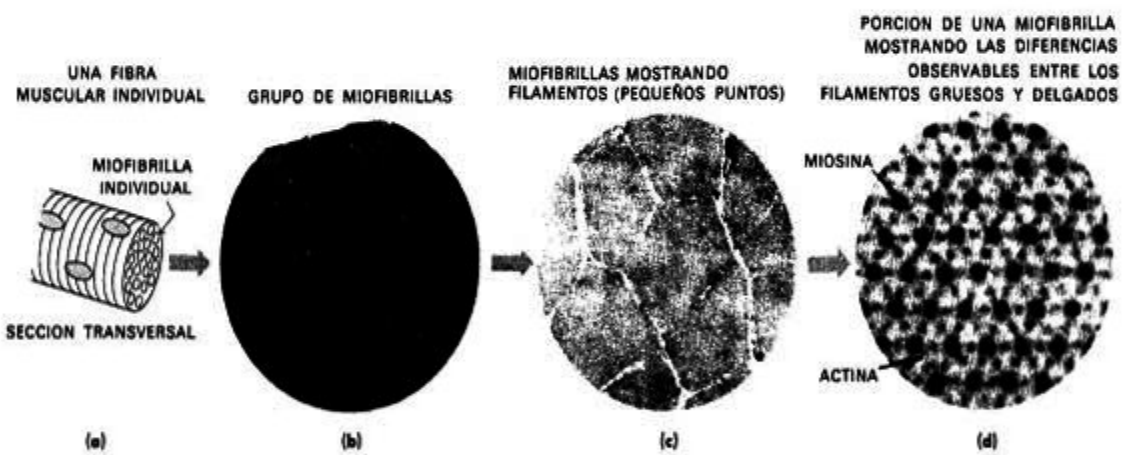


FIG. 11-5. Niveles gradualmente inferiores de organización en la estructura muscular de los vertebrados, vistos en sección transversal. (a) Representación diagramática de una fibra muscular única mostrando las miofibrillas en una sección transversal (b) Un grupo de miofibrillas. (c) Lo mismo pero en más detalles. (d) La organización de los filamentos gruesos (miosina) y delgados (actina) se puede ver en detalles considerables. [Fotos (b) y (c) cortesía del profesor H. E. Huxley, foto (d) de *Revue Canadienne de Biologie* **21** (1962), pp. 279-301, cortesía de D. S. Smith, Universidad de Miami.]

Si se observa una sección transversal de una sola fibra muscular bajo el microscopio electrónico, se puede ver que consta de muchas **miofibrillas** (observar la Fig. 11-5). Cada miofibrilla, a su vez, parece estar formada por filamentos gruesos y delgados alternados (ver especialmente la Fig. 11-5 c,d), identificados como miosina y actina respectivamente. La microfotografía electrónica en la Fig. 11-5 (d) muestra la organización de la actina y la miosina como es vista en una sección transversal.

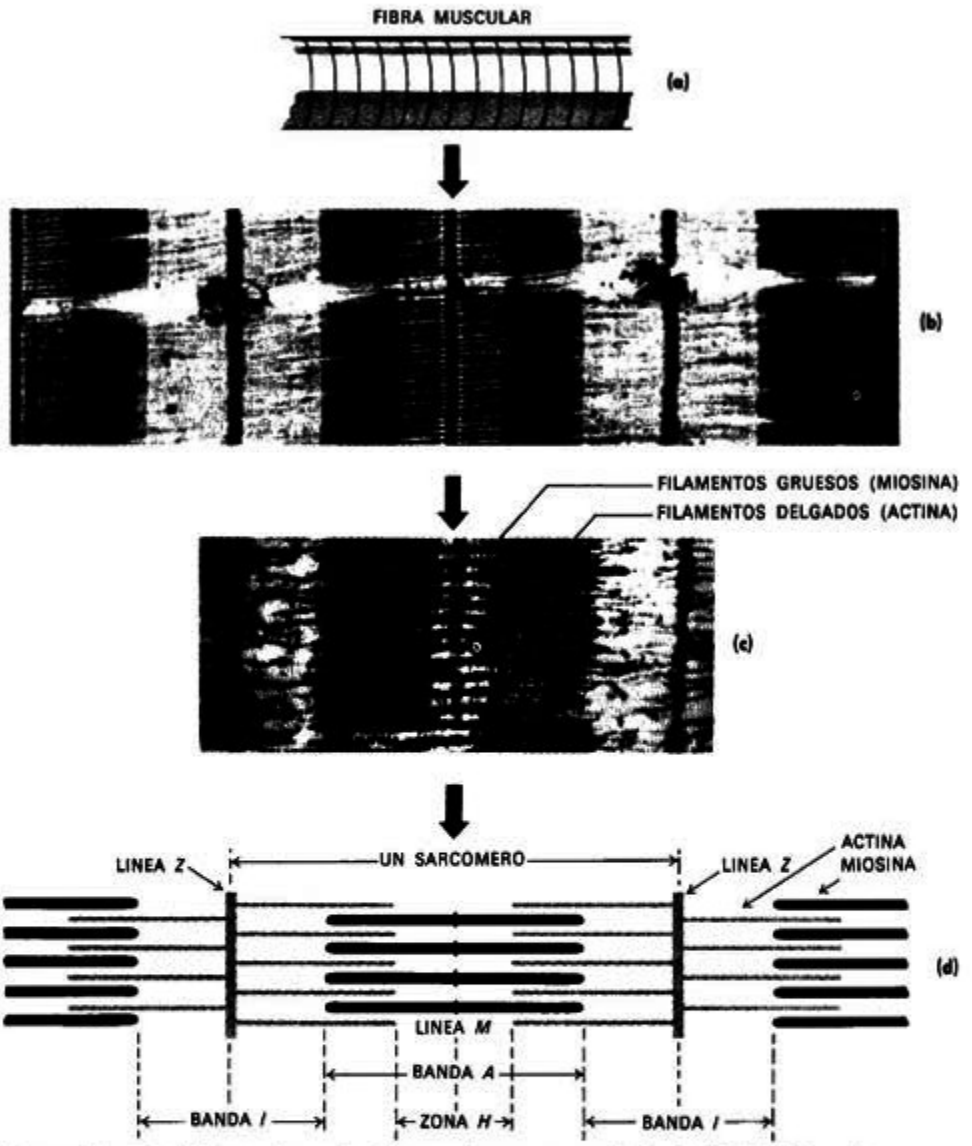


FIG. 11-6. Niveles sucesivamente inferiores de organización muscular en una sección longitudinal. (a) Una sola fibra muscular con estriaciones. (b) Foto mostrando las bandas alternas claras y oscuras que producen las estriaciones. (c) Diagrama que muestra cómo la sobreposición de los filamentos gruesos y delgados producen la impresión de bandas. (d) Representación esquemática de la organización de la actina y la miosina en un sarcómero (la unidad molecular más simple de contracción). Diversas regiones del sarcómero y sus nombres (Linea *Z*, banda *A*, etc.) para su identificación. (Fotos cortesía del profesor H. E. Huxley.)

Hubo cierto tiempo en que se pensó que las moléculas de actina y miosina podrían producir contracción mediante la formación de una espiral o el doblamiento. Sin embargo, las microfotografías electrónicas sugieren una teoría más probable. La Fig. 11-6 (c) muestra una sección longitudinal a través de una fibra muscular. Nótese que las regiones oscuras en el centro (una estriación) son causadas por la superposición de los filamentos delgados de actina y de los filamentos gruesos de miosina. Esta organización se muestra diagramáticamente en la Fig. 11-6 (d).

H. E. Huxley y sus colaboradores han observado tejido muscular, tanto relajado como contraído, bajo el microscopio electrónico. En la Fig. 11-7 se muestran estados sucesivos, desde el estado de relajamiento hasta el de contracción. A partir de estas fotografías se pueden hacer varias observaciones importantes. Parece que durante la contracción:

1) La zona *H* desaparece.
2) Una nueva zona densa aparece en el centro de la banda *A*, en donde normalmente se ve la línea *M*.
3) La distancia entre líneas consecutivas *Z* es menor.

Todas estas observaciones sugieren el siguiente esquema para la contracción muscular. Cuando un músculo es estimulado por un nervio o por una corriente eléctrica, las moléculas de actina y miosina interaccionan de tal manera que los filamentos delgados se deslizan sobre los filamentos gruesos. A medida que los filamentos delgados se acercan más, las zonas *H* desaparecen. Los filamentos delgados continúan deslizándose hasta que sus terminaciones se sobreponen produciendo la zona densa en el centro de la banda *A*. Como un resultado de este deslizamiento, la distancia entre las bandas zetas se reduce muchísimo.

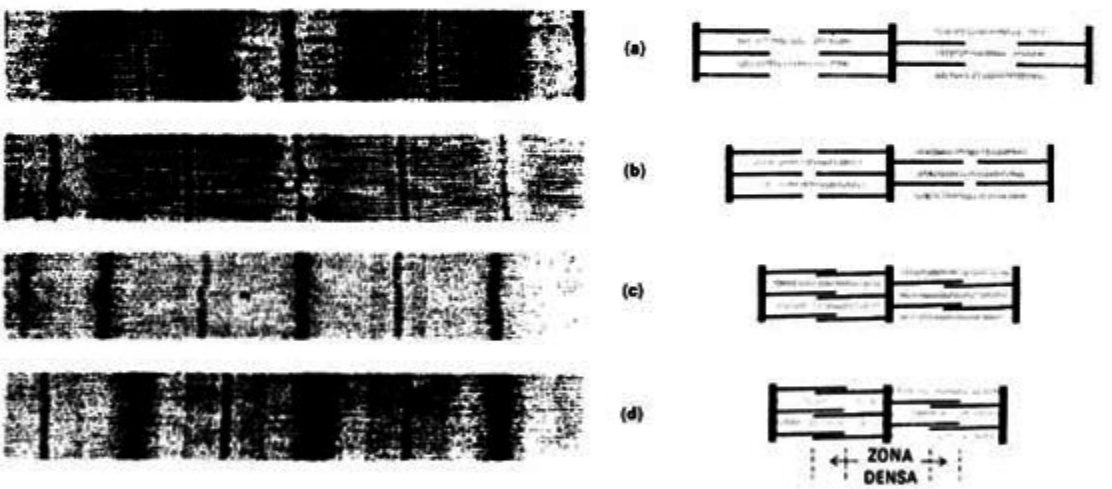


FIG. 11-7. Microfotografía electrónica del músculo en contracción y la representación esquemática correspondiente a los movimientos de los filamentos. (Fotos cortesía del profesor H. E. Huxley.)

Las secciones transversales de un músculo relajado en la región de la banda *A*, en donde se sobreponen los filamentos gruesos y delgados, muestra que cada filamento de miosina está rodeado por seis filamentos de actina (Fig. 11-5 d). La hipótesis de los filamentos que se deslizan pronostica que una sección transversal a través de la zona densa de un músculo contraído (Fig. 11-7 d) debe mostrar aproximadamente dos veces el número de filamentos de actina que de miosina. Una microfotografía electrónica de esta sección comprueba la predicción (Fig. 11-8). Parece que la hipótesis de los filamentos que se deslizan explica bien las ocurrencias de la contracción.

No se ha resuelto aún el problema sobre la naturaleza precisa del mecanismo mediante el cual los filamentos gruesos y delgados se deslizan los unos sobre los otros. Hace muchos años Huxley y sus colaboradores sugirieron la existencia de «puentes» intermoleculares entre los filamentos de actina y miosina. Ellos formularon la hipótesis de que éstos actuaban en un ordenamiento similar al de un trinquete. Los filamentos, según ésta, se movían uno sobre otro en una forma semejante a los dientes de unos ejes que se mueven el uno sobre el otro. Sin embargo, en ese tiempo no fue posible observar estas conexiones. Recientemente, una técnica conocida como tinción negativa, ha hecho posible obtener fotografías muy claras de secciones ultradelgadas de músculo. Las fotografías de los músculos tratados en esta manera muestran que los puentes cruzados entre filamentos de actina y miosina realmente existen en los músculos no contraídos. No se sabe claramente todavía cómo se establecen exactamente estos puentes cruzados y cómo funcionan para producir el movimiento de los filamentos. Se han propuesto muchas hipótesis, pero hasta el momento no hay una manera adecuada para hacer una distinción entre ellos.

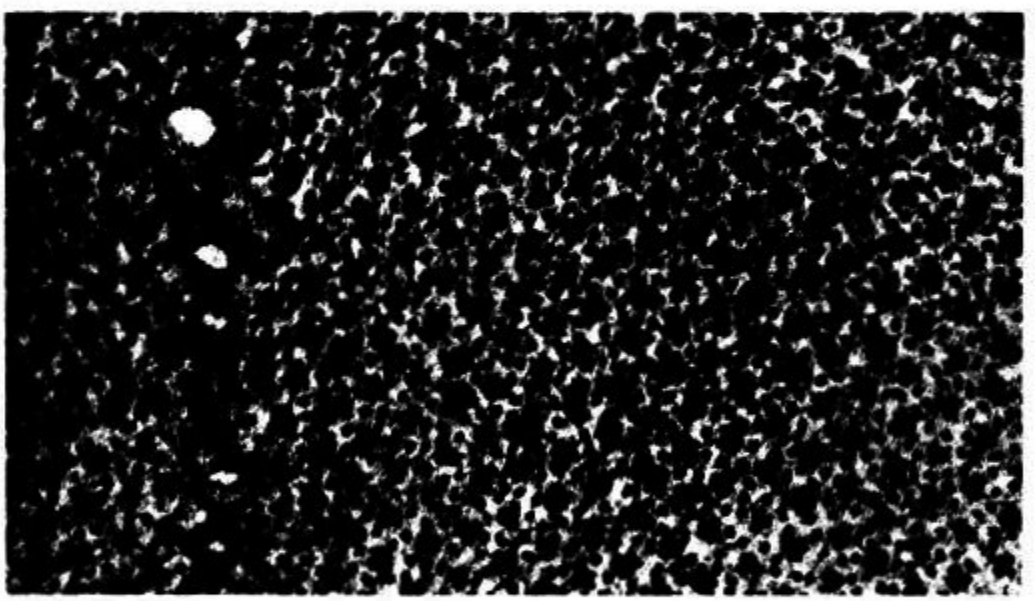


FIG. 11-8. Microfotografía electrónica de un músculo contraído cortado en una sección transversal a través de la región densa. Aquí, como se predice en la hipótesis de los filamentos que se deslizan, el número de filamentos delgados que rodean cada filamento grueso es aproximadamente el doble que en un músculo relajado. (Foto cortesía del profesor H. E. Huxley.)

Revisemos ahora el esquema completo de la contracción muscular como se estableció tanto por estudios bioquímicos como biofísicos. Se ha mostrado que el ATP en la fibra muscular está adherido a los filamentos de miosina. El paso de una corriente de acción a través de la fibra muscular induce de alguna manera una reacción química en la cual las moléculas de miosina se combinan con moléculas de actina. El compuesto resultante, la actinomiosina, actúa como una enzima que separa el tercer grupo fosfato de la molécula de ATP. Esto produce un complejo

de ADP y actinomiosina, con fosfato inorgánico como producto de la reacción. De esta manera la energía del ATP se libera específicamente para realizar el proceso de contracción. La interacción de actina y miosina hace que los dos filamentos se deslicen el uno sobre el otro y que, por lo tanto, disminuya cada región estriada de la fibra muscular. Después de la contracción, el complejo actinomiosina-ADP regresa al estado actina más miosina unidas al ATP. Después de este corto período de «recuperación» el músculo está listo para contraerse de nuevo.

El estudio de la naturaleza de la contracción muscular ha mostrado cómo la bioquímica y la anatomía molecular se han combinado para dar una imagen detallada de la relación entre estructura y función. Sin embargo, todavía hay muchas preguntas sin respuesta. Como hemos visto, aún se ignoran los detalles de cómo se desliza un filamento sobre el otro durante la contracción. Tampoco se entiende cómo la actinomiosina actúa como una enzima y qué le sucede en el proceso.

Hoy en día, la hipótesis de los filamentos que se deslizan es el modelo más exacto y más fácil de comprender que se ha desarrollado para explicar la contracción muscular. Sin embargo, como todos los modelos o hipótesis, sirve más que todo para organizar hechos conocidos y dar orientación para la investigación futura.

11-6 MOVIMIENTOS DE LOS VERTEBRADOS: LA RELACION ENTRE EL MUSCULO Y EL HUESO

Pocas contracciones musculares, si es que hay alguna, producen movimientos por sí mismas. La mayoría actúa indirectamente afectando otras partes del cuerpo. La medusa, por ejemplo, contrae las fibras musculares de su campana. Esta acción exprime el agua enviándola hacia afuera por debajo de la campana y moviendo el animal en la dirección contraria por propulsión a chorro. Un insecto se mueve debido a la fuerza ejercida por sus músculos corporales contra las superficies internas de la dura cubierta que le recubre el cuerpo.

Entonces, un músculo que se contrae sin estar adherido a una superficie, no se mueve sino a sí mismo. Si del movimiento muscular se espera que sea un movimiento útil para el organismo, el músculo debe ejercer una fuerza sobre un objeto. En vertebrados complejos como el hombre, los músculos actúan ejerciendo fuerzas sobre los huesos del sistema esquelético (Fig. 11-9 a).

Los músculos se insertan en los huesos por medio de tendones, compuestos en su mayor parte de tejido conjuntivo fibroso blanco (ver la Sección 6-12). Un extremo del tendón está en íntimo contacto con la superficie del hueso; el otro extremo se continúa con el músculo (Fig. 11-9 b). El músculo, en su otro extremo, está adherido a otro hueso por medio de otro tendón.

Obviamente, si un músculo estuviera adherido a dos huesos que se movieran libremente, su contracción serviría solamente para acercar estos huesos. Para que un organismo produzca movimiento en cierta dirección, debe, en alguna forma, ejercer fuerza contra el medio que lo rodea (esto es, tierra, agua o aire) en la dirección contraria. Esto puede ocurrir solamente si un extremo del músculo está anclado a un hueso inmóvil y el otro a uno móvil. Según esto, el tendón del músculo

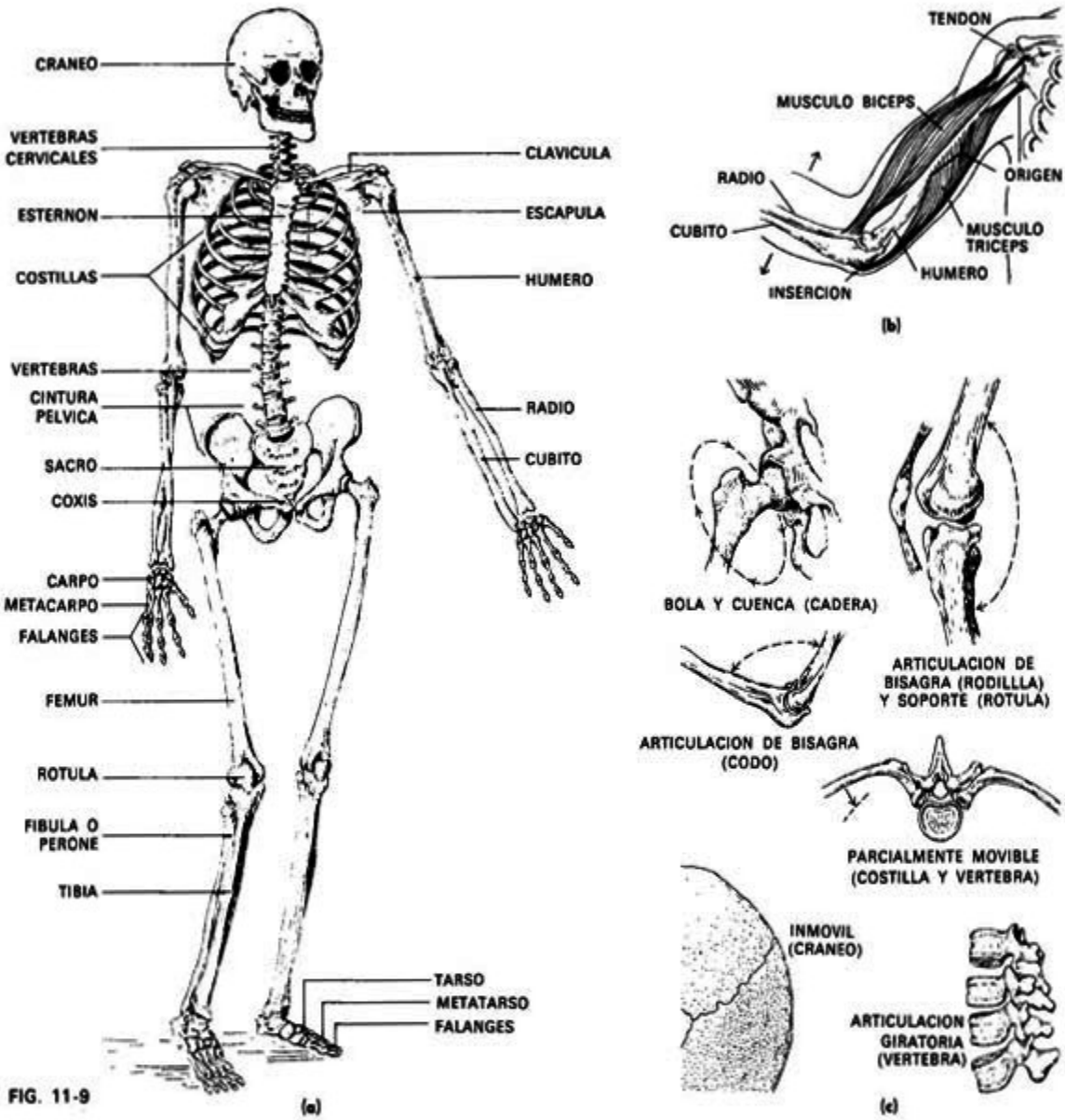


FIG. 11-9

biceps, por ejemplo, en el brazo humano está insertado por un extremo en los huesos del hombro, que son relativamente inmóviles. Este punto de adhesión es llamado el **origen** del músculo. El tendón del otro extremo del músculo biceps está adherido al radio, uno de los huesos del antebrazo. Este punto de adhesión se llama la **inserción** del músculo. La contracción del músculo biceps produce el movimiento del hueso al cual está insertado —el radio—. Entonces el brazo se dobla en el codo.

El hueso es un tipo de tejido conjuntivo porque está compuesto de células empotradas en una matriz no viviente (Fig. 6-26). Cada hueso está cubierto con una

capa delgada externa, el **periostio**; este sistema, además de dar al cuerpo un soporte fuerte, manufactura células sanguíneas en la médula de los huesos.

El esqueleto humano contiene aproximadamente 200 huesos (Fig. 11-9 a); el número varía con la edad del individuo. Estos huesos están unidos los unos a los otros por medio de **ligamentos** de un tejido conjuntivo fibroso blanco muy duro. Un fluido acuoso secretado entre las articulaciones sirve como lubricante para reducir la fricción entre los huesos cuando se rozan el uno con el otro. Como consecuencia, la intensidad de la fuerza que debe ejercer un músculo en contracción se disminuye considerablemente.

Hay muchos tipos de articulaciones en el sistema esquelético; cada una de ellas está especializada para realizar un trabajo específico. Las costillas están unidas a las vértebras torácicas por articulaciones parcialmente móviles. Estas articulaciones permiten un movimiento limitado, necesario para la respiración. Las articulaciones de bola y cuenca, que permiten un movimiento libre en casi cualquier dirección, se encuentran en la cadera y en la parte superior del hombro. Las articulaciones de bisagra, que permiten movimientos libres de un lado a otro en una dirección principal, existen en el codo y la rodilla. Finalmente, las articulaciones inmóviles se hallan en lugares en donde se necesita cierta rigidez, por ejemplo, en el cráneo, para proteger el cerebro.

Los músculos pueden ejercer fuerza solamente a través de la contracción, es decir, halando. No pueden empujar. De aquí que por cada músculo cuya acción sea halar un hueso en una dirección, debe haber otro músculo adherido al mismo hueso que trabaje antagónicamente al primer músculo halando el hueso en una dirección contraria. Se verá después que cuando un músculo se contrae, el músculo antagónico debe relajarse. La fuerza ejercida por algunos músculos, cuando accidentalmente ambos desarrollan fuerza al mismo tiempo, es suficiente para destrozar el hueso. Esto implica que debe haber un sistema que coordine la actividad muscular haciendo que se contraigan o se relajen en el momento apropiado. El sistema responsable de esta coordinación es el sistema nervioso.

11-7 LA NATURALEZA DEL IMPULSO NERVIOSO

Lo mismo que las células musculares, las células nerviosas también tienen un alto potencial eléctrico. La naturaleza de este potencial y las propiedades del impulso nervioso que resultan de él han sido objeto de considerable investigación. Para entender la naturaleza exacta del impulso nervioso, será importante considerar algunas de los estudios en los cuales se abordó este problema en eras sucesivas de la historia biológica.

El descubrimiento de que las células nerviosas podían estimular los músculos ocasionando su contracción, ocurrió exclusivamente por accidente. El fisiólogo italiano Luigi Galvani había llevado a cabo algunos experimentos de rutina en músculos de rana. Alrededor de 1780 él escribió:

El curso del trabajo ha progresado en la siguiente forma. Yo disequé una rana... (entonces), teniendo que hacer otras cosas coloqué la rana en la misma mesa en donde había una máquina eléctrica (Fig. 11-10) *de tal manera que el animal estuviera a una distancia considerable del conductor de la máquina* (la varilla *C* con la bola en un extremo)...

Cuando uno de mis ayudantes, por azar, aplicó la punta de un bisturí a los nervios crurales internos (DD en la Fig.) *de la rana, repentinamente se observó que todos los músculos de los miembros se contraían tanto que parecían haber caído en unas violentas convulsiones tónicas. Otro asistente que estuvo presente cuando llevamos a cabo experimentos eléctricos observó que este fenómeno ocurría cuando se descargaba una chispa del conductor de la máquina eléctrica. Maravillado ante esto, él inmediatamente llamó mi atención sobre el fenómeno, cuando yo estaba completamente embebido contemplando otras cosas. Esto me entusiasmó en extremo y estaba ansioso de repetir el experimento para clarificar y hacer conocer el oscuro fenómeno. Yo mismo apliqué entonces la punta del bisturí primero a uno y después al otro nervio crural, mientras que al mismo tiempo alguno de mis asistentes producía una chispa; el fenómeno se repitió exactamente de la misma manera que antes...*

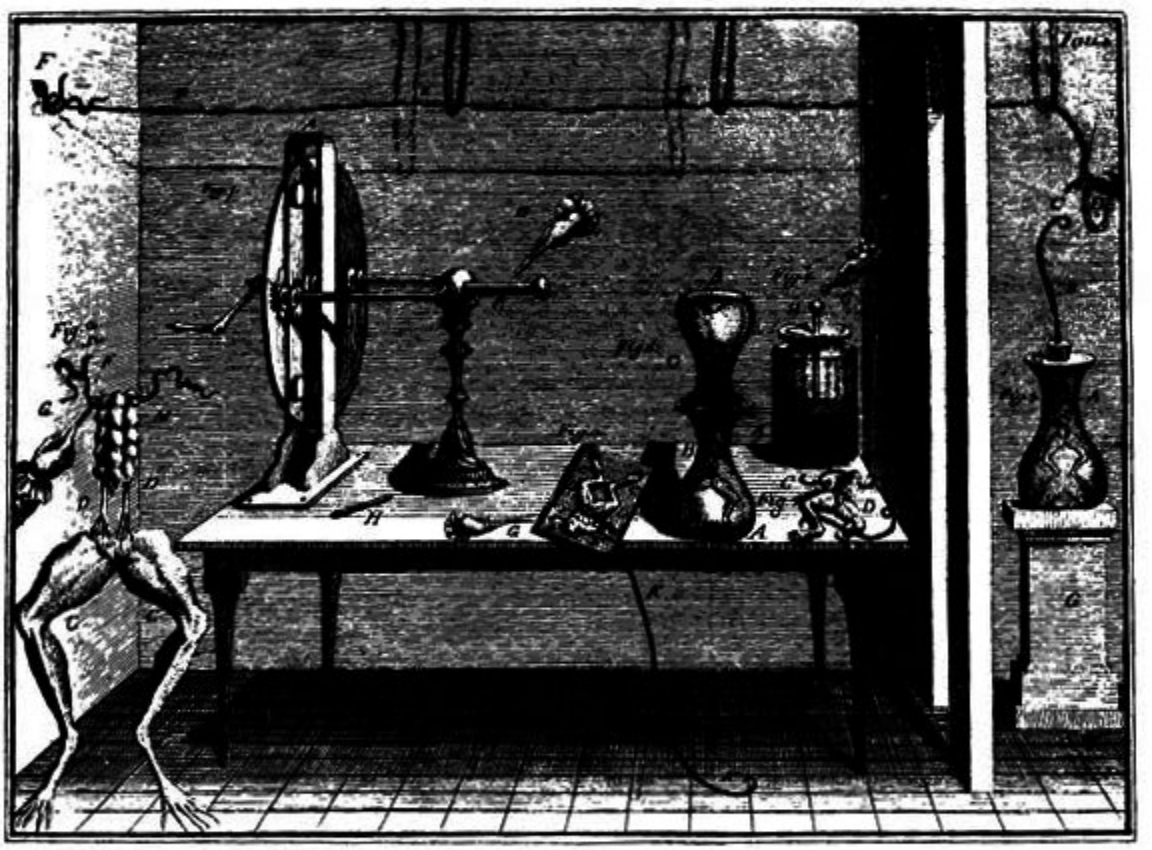


FIG. 11-10. (Cortesía de Burndy Library, Norwalk, Conn.)

Sin embargo, tuve duda de que estos movimientos fueran originados por el contacto con la punta, la cual podría actuar como un estímulo, en lugar de producirse por la chispa. Por lo tanto, toqué de nuevo con la punta el mismo nervio en otras ranas en una manera similar, y ejercí aún una presión mayor, pero no se obtuvo ningún movimiento, a menos que alguien produjera la chispa al mismo tiempo.

Para verificar si la electricidad del rayo tenía el mismo efecto, Galvani realizó otro experimento. Organizó un pararrayos en el portal y esperó a que se desatara una tormenta eléctrica. Tan pronto como se produjo, él conectó el nervio de una rana con el alambre que había conectado al pararrayos (Fig. 11-11):

Como esperábamos, los resultados fueron completamente paralelos a los obtenidos en el experimento con electricidad artificial. Siempre que un rayo relampagueaba, al mismo tiempo todos los músculos sufrían contracciones violentas. Estas contracciones predecían y parecían dar aviso del trueno que seguía, lo mismo que acostumbra a hacer el resplandor del rayo.

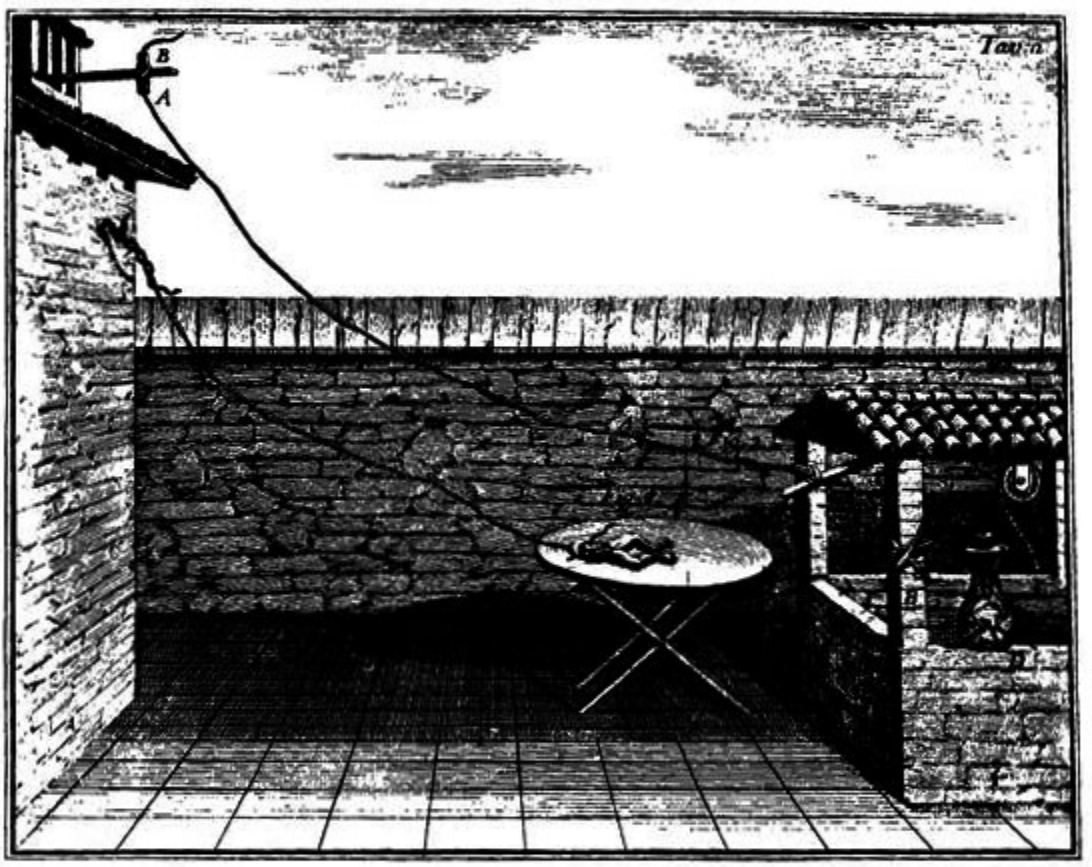


FIG. 11-11. (Cortesía de Burndy Library, Norwalk, Conn.)

Utilizando el músculo como un indicador visible, Galvani concluyó que los nervios podían ser estimulados por la electricidad. Este descubrimiento se produjo cuando muchas personas estaban profundamente intrigadas con el efecto de la electricidad estática y consideraron que era la causa de un gran número de fenómenos biológicos. Galvani también notó que un nervio se excitaba cuando se tocaba por dos tipos diferentes de metal, como el cobre y el zinc, siempre y cuando estos metales estuvieran en contacto el uno con el otro. De acuerdo con estas observaciones él desarrolló el concepto de una «electricidad animal» innata. Consideró que los

nervios podían producir algún tipo de corriente eléctrica, que a su vez causaba la contracción muscular *.

Por medio de este ejemplo, caemos en la cuenta sobre algunos razonamientos interesantes. Galvani notó que dos procedimientos separados —tocar un nervio con un alambre de una máquina eléctrica y tocarlo con dos tipos diferentes de metal (sin estar conectados a una máquina eléctrica, ni siquiera cerca de ella)— producían el mismo efecto (esto es, la contracción muscular). Galvani supuso que el mismo efecto era producido por la misma causa, y por esto concluyó que el nervio producía una corriente eléctrica que causaba la contracción muscular. Sin embargo, esta forma de razonamiento no es estrictamente válida. No es siempre seguro asumir que el mismo efecto *necesariamente* resulta de la misma causa. En efecto, los animales no generan una corriente eléctrica. Asímismo, los fisiólogos posteriores reconocieron que no existía eso de «electricidad animal». Pero aun así, se comprobó que la idea de Galvani fue muy valiosa para investigadores posteriores en fisiología nerviosa muscular. Un descubrimiento accidental y un razonamiento inválido, por lo tanto, dieron origen a un concepto útil: *la conducción nerviosa parece estar de algún modo asociado con un fenómeno eléctrico.*

Una generación después de los experimentos de Galvani, el fisiólogo alemán Hermann von Helmholtz se interesó en el mismo problema. Helmholtz estaba interesado sobre todo en reducir los problemas biológicos a una forma que pudiera permitir su estudio por los métodos de la física y la química. En el caso de la conducción nerviosa, él desarrolló la idea de que el impulso nervioso se propagaba como una corriente eléctrica que corría a lo largo de un alambre. A fin de verificar esta hipótesis, organizó un experimento para medir la velocidad de un impulso a lo largo de un pedazo de nervio. El sabía que la velocidad de una corriente eléctrica verdadera se aproximaba a la velocidad de la luz, es decir, 299,329 kms. por segundo. Si el impulso nervioso viajaba a aproximadamente la misma velocidad, entonces se podía asumir razonablemente que el nervio actuaba esencialmente como un «alambre» o conductor de un impulso eléctrico básico. Por otra parte, si la velocidad era diferente en el nervio, se podría indicar que el impulso nervioso no era lo mismo que la corriente que pasaba a lo largo de un alambre.

En una serie de experimentos reportados en 1852, Helmholtz estimuló un nervio a diferentes distancias de su unión con el músculo. El registró el tiempo (en segundos) necesario para producir la contracción del músculo cuando se estimulaba cerca y lejos de la unión neuromuscular. Conociendo la diferencia de tiempo y la distancia recorrida (esto es, longitud del segmento nervioso), podía calcular la velocidad del impulso. El hizo uso de cinco preparaciones nerviosas diferentes, todas ellas con una longitud entre los 38 y 43 milímetros. Para cada nervio registró el tiempo necesario (en segundos), para que el músculo se contrajera cuando el nervio era estimulado en un punto lejano y en otro punto próximo al músculo. Registró la diferencia de tiempo y de aquí calculó la velocidad del impulso en metros por segundo utilizando la fórmula simple $V = L/D$, en donde V = ve-

* Las observaciones de Galvani sobre la corriente eléctrica generada por dos tipos de metales en contacto a través de un medio húmedo fue más tarde la base para el desarrollo de la batería por otro italiano, Alessandro Volta.

locidad, L = longitud del segmento, y D = diferencia del tiempo entre los puntos más cercano y más lejano que fueron estimulados.

TABLA 11-1

EXPERIMENTO	LONGITUD DEL NERVIO mm.	TIEMPO QUE SE REQUIERE PARA LA CONTRACCION MUSCULAR, segundos — NERVIO ESTIMULADO EN: PUNTO MAS LEJANO	PUNTO MAS CERCANO	DIFERENCIA DE TIEMPO, Segundos	VELOCIDAD DEL IMPULSO, m./Seg.
A	43	0,04394	0,04219	0,00175	24,6
B	43	0,02585	0,02448	0,00137	31,4
C	40	0,02437	0,02307	0,00130	30,8
D	40	0,03164	0,03039	0,00125	32,0
E	38	0,03011	0,02880	0,00131	29,1

En la tabla 11-1 se dan algunos de los datos obtenidos por Helmholtz. Nótese que los cálculos muestran una variación considerable entre los diferentes segmentos nerviosos. Recuérdese ahora que en el Capítulo 5 se dijo que la variancia de una muestra de datos indica la fiabilidad de los datos. Los cálculos de los datos en la tabla 11-1 muestran que la variancia es, en realidad, bastante alta. (Ver el apéndice 2 para una explicación de cómo calcular la variancia.) Esta variancia probablemente indica que hubo una cantidad considerable de error experimental al hacer estas medidas*. Hallazgos posteriores a Helmholtz también muestran que la velocidad de conducción nerviosa depende del tipo de fibra nerviosa y de su diámetro (ver la gráfica de la Fig. 5-8).

Sin embargo, los resultados de los experimentos de Helmholtz muestran claramente que el impulso nervioso *no* es transmitido en la forma de una corriente eléctrica. Es innegable que hay alguna actividad eléctrica relacionada, puesto que el paso del impulso a través de un nervio se puede registrar con el mismo aparato que se registra un impulso eléctrico a lo largo de un alambre. Pero la velocidad de conducción más rápida que se conoce en algunas fibras nerviosas (las que van a los músculos esqueléticos en los mamíferos) es al máximo, solamente de 120 metros por segundo. Esta velocidad es tan baja comparada con la velocidad a la cual se transmite una corriente eléctrica que se está obligado a buscar otros principios para tratar de entender la naturaleza exacta de los impulsos nerviosos.

Una pista es dada por el hecho de que la velocidad de conducción nerviosa, lo mismo que las reacciones químicas también, depende de la temperatura. Esto sugiere que el impulso mismo puede tener una naturaleza *electroquímica*. En otras palabras, la propagación del impulso nervioso puede ser el resultado de un movi-

* En vista de las pequeñas fracciones de segundo con las cuales trabajó Helmholtz, las discrepancias en el cálculo de la velocidad no son sorprendentes. A pesar de las discrepancias, la velocidad promedio no está muy lejos de la que se acepta ahora, o sea, 30 metros por segundo para el mismo nervio en la rana.

miento de partículas (moléculas o iones) que tienen una carga positiva o negativa. Teniendo en cuenta esta hipótesis, se puede pasar a la evidencia experimental reunida en años recientes, sobre la cual están basados los conceptos más aceptados sobre la conducción nerviosa.

Durante las últimas décadas los fisiólogos han aprendido mucho sobre la naturaleza del impulso nervioso, sobre todo, por experimentos realizados en axones gigantes de calamar. Para el neurofisiólogo el axón gigante de calamar es un magnífico regalo de la naturaleza. Su gran diámetro de un milímetro (comparado con los axones de células nerviosas humanas, cuyo diámetro es más o menos 0,01 milímetros) hace posible llevar a cabo estudios detallados de los cambios dentro y fuera de la célula nerviosa durante la conducción.

El axón gigante del calamar tiene los detalles anatómicos característicos de todas las células nerviosas. La membrana del axón está compuesta de capas de proteínas y lípidos cuyo grosor varía entre 50 y 100 angstrom. La membrana es bastante selectiva en relación con los iones y moléculas que deja pasar a través de ella.

La conducción en la célula nerviosa se puede estudiar por medio de un instrumento conocido como voltímetro. Un voltímetro consta esencialmente de dos electrodos grabadores, conectados con un medidor que registra diferencias de potenciales eléctricos entre los electrodos. El instrumento se puede usar de dos maneras diferentes para estudiar impulsos nerviosos. En una de ellas, ambos electrodos se colocan en la parte externa del axón. Con este método se puede medir cualquier diferencia de potencial entre las dos partes de la superficie externa del axón. (Fig. 11-12 a). En la otra, un electrodo se coloca dentro del axón mientras que el otro se coloca en la superficie (Fig. 11-12 b). Este ordenamiento permite medir cambios en el potencial entre la parte externa y la parte interna de cualquier punto del axón. Por lo tanto, el voltímetro provee una manera de medir diferencias de potencial entre dos puntos cualquiera con los cuales estén en contacto los electrodos. Recordando la analogía de la represa, en la Sección 11.2 esta medida es comparable a la medida de la diferencia de niveles de agua en ambos lados de la represa.

Los datos que se dan en la Fig. 11-12 (b) suministran información considerable sobre la naturaleza del impulso nervioso. En el dibujo superior izquierdo vemos que el impulso nervioso como tal no ha llegado a la región del axón en donde están colocados los electrodos grabadores. Por esto esa parte del axón está en una condición de reposo y muestra, eléctricamente, lo que se llama su **potencial de reposo.** El voltímetro indica más ampliamente que en la condición de reposo la superficie externa del nervio está cargada positivamente con relación a la parte interna. El potencial que se mide es de 70 milivoltios (mv.). Esta etapa está representada en la gráfica de la derecha por la parte horizontal de la línea. Cuando el impulso nervioso llega a la región de la membrana en donde están los dos electrones (dibujo del medio), ocurre un cambio dramático. La aguja del voltímetro se mueve primero a cero y luego hacia el lado negativo de la escala. Por lo tanto, la parte externa del axón se torna no sólo tan negativamente cargada como la parte interna, sino *más aún.* Esto está representado en la gráfica por un ascenso rápido de la línea de la gráfica. Sin embargo, la reversión entre la parte interna y la parte externa

es sólo temporal. La línea de la gráfica se dirige de nuevo hacia abajo, indicando que el potencial original de la membrana se restaura finalmente (dibujo en la parte de abajo); la parte externa una vez más está cargada positivamente con respecto a la parte interna.

¿Cómo se pueden explicar estos cambios? ¿Qué pasa en el axón del nervio y en el medio que lo rodea para que se genere el impulso y se propague a lo largo de todo el axón? Una vez que se inicia el impulso nervioso viaja a lo largo de toda la longitud del axón sin que haya ningún estímulo externo posterior. Más aún,

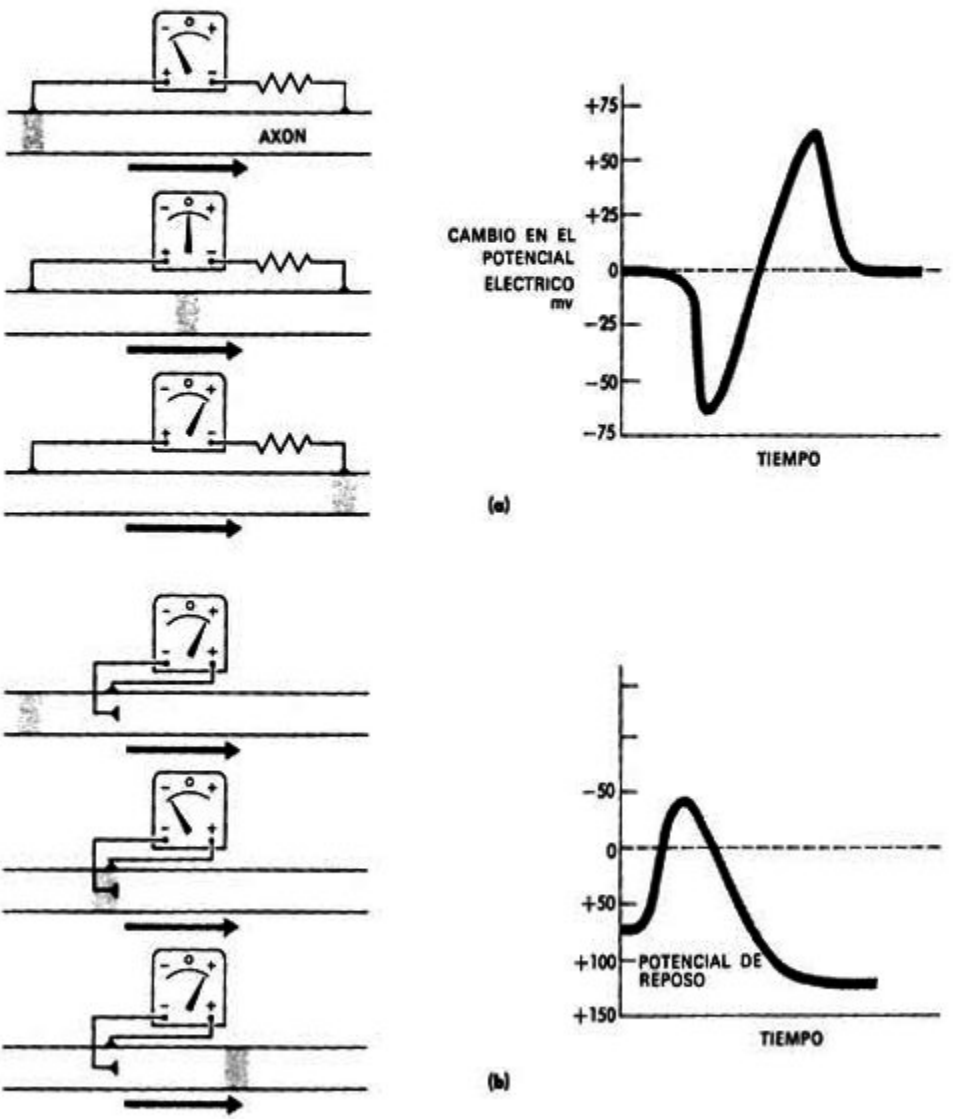


FIG. 11-12. Medidas de la diferencia de potencial eléctrico entre dos puntos en un nervio. La sombra oscura en el axón representa el impulso nervioso. (a) Lectura del voltímetro tomada cuando ambos electrodos grabadores están colocados en la parte externa del axón. (b) Lectura tomada cuando uno de los electrodos está fuera y el otro dentro del axón. Las figuras de la derecha representan las lecturas del medidor en forma gráfica.

lo mismo que la célula muscular, la célula nerviosa tiene un umbral, y se dispara siguiendo la forma de todo o nada. Cualquier teoría de conducción nerviosa debe tener en cuenta todas estas observaciones.

Una de las hipótesis más reciente y más comprensibles de la conducción nerviosa ha sido desarrollada por A. L. Hodgin, A. F. Huxley, Bernard Katz y sus colaboradores en Inglaterra. Ellos han notado que la distribución de los iones no es desde ningún punto de vista igual en ambos lados de la membrana celular nerviosa. Los iones sodio (Na^+) están en gran concentración en la parte externa de la membrana, mientras que los iones de potasio lo están dentro de la membrana. La membrana del axón es un poco permeable a los iones potasio pero altamente impermeable al sodio. Por esta razón y porque hay más iones sodio fuera que iones potasio dentro, la parte externa de la membrana presenta una carga eléctrica total positiva en relación con la interna. Aunque partículas cargadas negativamente, como los iones cloro y las proteínas están también involucrados, el potencial de la membrana (y por lo tanto su habilidad para conducir un impulso) parece que se debe principalmente a una distribución desigual de iones sodio y potasio. Esta hipótesis está apoyada por varios experimentos. Si un axón nervioso se coloca en un medio que no contiene iones sodio, no es capaz de conducir un impulso. Si, por otra parte, se coloca en un medio que contiene sodio y potasio, el potencial se reduce bastante. Más tarde se volverá al mecanismo exacto por medio del cual se cree que se mantiene este potencial.

FIG. 11-13. Grado de permeabilidad de la membrana celular nerviosa a iones sodio y potasio en función del tiempo después del estímulo. Estos datos indican que inmediatamente después del estímulo, los iones sodio se precipitan dentro del axón, seguidos luego (0,5 m segundos) por la salida de iones potasio desde la célula. (Adaptado de R. D. Keynes, «The Nerve Impulse and the Squid». *Scientific American*, diciembre de 1958, p. 86.)

¿Qué le sucede a este balance iónico tan cuidadosamente controlado cuando el nervio conduce un impulso? Un experimento da una idea del posible curso de los eventos. Después de que un axón ha sido estimulado por encima del valor umbral, se pueden medir los cambios de permeabilidad de la membrana registrando los cambios en la concentración de los diversos iones dentro y fuera de la célula (Fig. 11-13). Estas mediciones muestran que la membrana es primero permeable a los iones sodio y luego a los de potasio. La pérdida de la impermeabilidad de la membrana causa un flujo rápido de iones sodio hacia adentro y de iones potasio hacia afuera. El potencial cae a cero y la membrana está ahora despolarizada. Como indica la gráfica en la Fig. 11-12 (b), el flujo de iones se sobrepasa un poco de la marca, y la parte externa momentáneamente se vuelve negativa con respecto a la interna. Pero el potencial comienza a restaurarse casi inmediatamente, como lo indica el descenso gradual de la línea de la gráfica en la Fig. 11-12 (b). Estas observaciones originan dos preguntas importantes: una vez que se inicia el

impulso nervioso, ¿cómo se propaga por sí mismo a lo largo de todo el nervio? Y, una vez que la membrana se despolariza, ¿cómo se restablece el potencial original?

Cuando se estimula cualquier porción del axón de la célula nerviosa (por ejemplo, con una dosis umbral de corriente eléctrica) la membrana parece perder su impermeabilidad en la región del estímulo. La despolarización de una región específica del axón hace que el área inmediatamente próxima se vuelva permeable, produciendo despolarización en este punto, y así sucesivamente, a lo largo del axón. Es como una serie de reacciones en cadena. Una vez que el proceso comienza cada estado induce el siguiente. De aquí que, en términos generales, el impulso nervioso se puede describir como una ola de despolarización que se extiende en ambas direcciones. Si el axón se estimula en una de sus terminaciones, el impulso se extiende en una dirección solamente a lo largo de toda la célula nerviosa.

La segunda pregunta que se originó —¿cómo se restablece el potencial de la membrana después de la despolarización?— es más difícil de contestar. Poco después de que la membrana del axón pierde su potencial, los iones sodio se concentran de nuevo en la parte externa del axón, mientras que los de potasio se acumulan de nuevo en la parte interna. Puesto que el movimiento de ambos tipos de iones sería, en este caso, en contra de un gradiente de concentración (es decir, de una concentración menor a una mayor), es obvio que la simple difusión no es la responsable de este fenómeno.

Por experimentos en una gran variedad de tipos de células se sabe que una característica general de todas las células (ver la Sección 6-9), es un proceso llamado transporte activo. Cuando los neurofisiólogos se dieron cuenta de que el potencial a lo largo de una membrana celular nerviosa se restauraba mediante el movimiento de sodio hacia fuera y de potasio hacia dentro, les pareció posible que hubiera implícito aquí alguna forma de transporte activo. Se formuló la hipótesis de una «bomba de sodio» que operaba dentro de la neurona para extraer los iones sodio. Esto explicaría la alta concentración de iones sodio fuera del axón. Podría ser que un mecanismo similar trabajara, también, bombeando potasio hacia la célula; sin embargo, hasta el momento no hay certeza alguna sobre este punto.

El concepto de una bomba de sodio provee una hipótesis tentativa y útil para explicar las observaciones que se han descrito antes. Sin embargo, si la bomba se entiende como una forma de transporte activo, debe haber alguna evidencia que muestre que tiene las características que se asocian con este proceso. Una de estas características es que toda forma de transporte activo efectúa trabajo y, por tanto, gasta energía. Como consecuencia, esperaríamos, que al bloquear el proceso productor de energía en la célula nerviosa, (esto es, la producción de ATP) se impediría el restablecimiento normal del potencial de la membrana después del estímulo.

Para verificar esta hipótesis, se llevaron a cabo los siguientes experimentos: Si el axón gigante del calamar se coloca en un medio que contiene sodio marcado radioactivamente, es posible medir cambios en la concentración de sodio dentro y fuera de la célula bajo varias condiciones. Los resultados de una serie de estos experimentos se muestran en la Fig. 11-14. Después de un estímulo inicial, se nota que la concentración de sodio dentro del axón se eleva. Sin embargo, inmedia-

tamente la bomba de sodio comienza a trabajar y el nivel de sodio baja. Se supone que se está utilizando energía en este proceso. En el punto *A*, se inyecta en el axón un inhibidor metabólico que se sabe que bloquea la producción de ATP. Casi inmediatamente se suspende la expulsión de iones sodio.

Un segundo estímulo hace que penetren más iones sodio a la célula nerviosa. Sin embargo, con el inhibidor aún presente, el sodio no puede ser eliminado. En el punto *B*, se quita el inhibidor, restaurando entonces los procesos metabólicos que producen ATP. Se ve que el nivel de sodio cae inmediatamente. Un tercer estímulo aumenta temporalmente la concentración de sodio dentro del axón, pero cuando el estímulo cesa, el sodio es desplazado hacia fuera por la bomba de sodio.

Estos datos apoyan la idea de que la bomba de sodio existe en realidad y funciona como una forma de transporte activo. Por esto, el concepto de una bomba de sodio obtiene apoyo al ser considerado como una parte de un proceso celular. Sin embargo, el mecanismo mediante el cual opera la bomba, no se ha dilucidado todavía, como tampoco se han aclarado los medios por los cuales opera específicamente con iones sodio. Esta es un área para investigaciones futuras dentro del problema de conducción nerviosa.

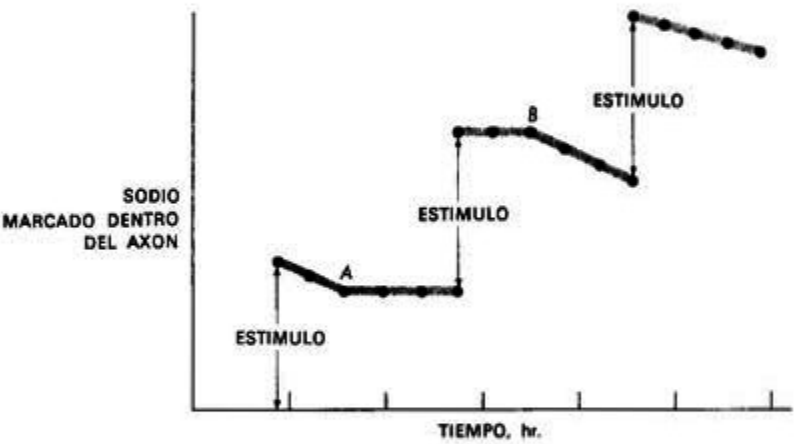


FIG. 11-14. Se coloca un axón gigante en un medio que contiene iones sodio radioactivos como «trazadores.» Cuando el axón se estimula por primera vez, la cantidad de sodio radioactivo dentro del axón aumenta bastante. La concentración de sodio dentro, inmediatamente comienza a caer debido a la acción de la «bomba de sodio». En el punto *A* se inyecta en el axón un veneno metabólico que se sabe que bloquea la producción de ATP. Esto suspende el transporte activo de los iones sodio hacia afuera de la célula. En *B* se lava el veneno de axón, restaurando por lo tanto su poder para remover los iones sodio. (Adaptado de R. D. Keynes, «The Nerve Impulse and the Squid». *Scientific American*, diciembre de 1958, p. 90.)

Ahora es posible resumir sobre la imagen que tienen los fisiólogos acerca de la naturaleza del impulso nervioso. La membrana del axón tiene un potencial de reposo de +70 milivoltios (en la parte externa con relación a la parte interna). Dos factores contribuyen al establecimiento y mantenimiento de este potencial. Uno es el bombeo activo de iones sodio hacia la parte externa de la célula nerviosa. La concentración de sodio es, por lo tanto, mucho mayor en la parte externa que en la parte interna. En el caso de los iones potasio, la situación es inversa, aunque no se sabe con certeza si estos iones son transportados activamente hacia la parte interna de la célula. El otro factor es la impermeabilidad de la membrana del

axón a los iones sodio. Una vez que estos iones se bombean fuera de la célula, la impermeabilidad de la membrana previene la reentrada de ellos.

Cuando se estimula la célula nerviosa, la membrana se vuelve permeable a los iones sodio. El gradiente de concentraciones permite que estos iones vayan hacia adentro. Los iones de potasio principian entonces a fluir hacia el exterior, contrarrestando hasta cierto punto la entrada de iones sodio. El potencia de la membrana cae a cero y se invierte; entonces la parte externa es momentáneamente negativa con respecto a la parte interna. La despolarización de un área del axón motiva que se despolarice la región adyacente, y una onda de despolarizaciones sucesivas se extiende a lo largo del axón. *Esta onda de despolarización es el impulso nervioso.* Después de la despolarización, el potencial de la membrana se restaura a su valor original por la acción de la bomba de sodio. Los iones sodio son transportados activamente fuera del axón contra un gradiente de concentraciones. Al mismo tiempo, los iones potasio se mueven de nuevo hacia adentro y se restablece la impermeabilidad de la membrana al sodio. Por razón del tiempo que se tarda en restaurarse el potencial de la membrana, hay un breve período que sigue a cada estímulo durante el cual, si el nervio se estimula, no puede conducir otro impulso.

La imagen completa de la conducción del impulso nervioso, resumida en la Fig. 11-15, se ha desarrollado sobre todo dentro de los últimos 25 años. Aunque se conocen muchos detalles, todavía quedan muchos problemas que esperan ser resueltos por futuros investigadores. Por ejemplo, se necesita mayor conocimiento sobre la naturaleza de la bomba de sodio y de la membrana celular nerviosa.

¿Cómo puede la membrana ser impermeable a los iones sodio durante el período de reposo y ser permeable cuando se estimula? ¿Cómo se restaura la impermeabilidad original? Estas y otras preguntas forman las bases de futuras hipótesis y experimentos.

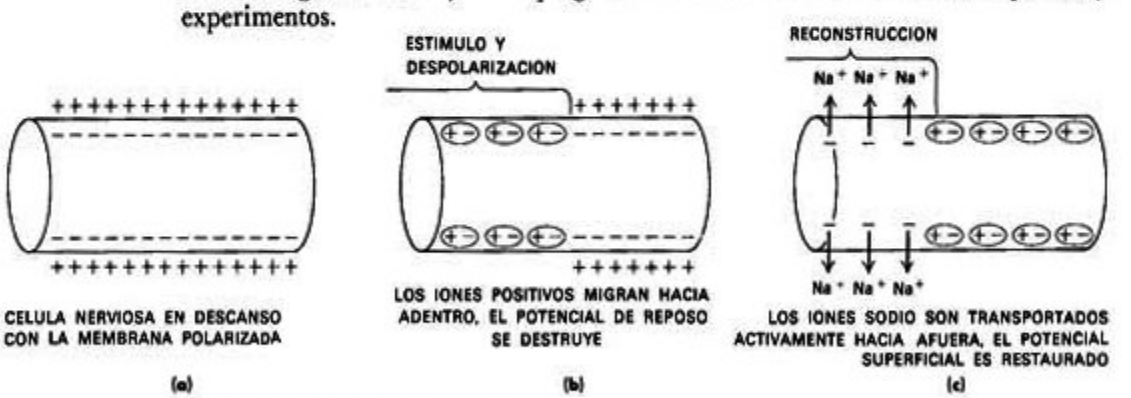


FIG. 11-15. Ilustración esquemática de la propagación de un impulso nervioso a través de un axón.

11-8 CONEXIONES DE NEURONA A NEURONA: LA SINAPSIS

Los sistemas nerviosos de todos los animales multicelulares envuelven interacciones complejas entre muchas neuronas. El impulso nervioso iniciado por una célula receptora (en un ojo por ejemplo), debe ser transmitido a neuronas secundarias que lo llevan al encéfalo o a otras partes del sistema nervioso central. Aunque cada axón individual puede transmitir un impulso en cualquier dirección, esto no es

lo que ocurre en el sistema nervioso completo. En este caso, el recorrido del impulso nervioso es siempre unidireccional. El flujo en una sola dirección se mantiene por medio de la **sinapsis,** que es la unión entre dos neuronas. Por lo tanto, la sinapsis representa un papel importante en la coordinación y en el funcionamiento de un organismo complejo.

Las neuronas están situadas de tal manera que la sinapsis representa el área en donde el haz terminal de una neurona está próximo al de las dendritas de otra. Las dendritas de una neurona pueden formar una sinapsis con los haces terminales de un sinnúmero de otras neuronas. Se han hecho un gran número de observaciones, tanto anatómicas como experimentales, en relación con la sinapsis. Esto provee la base para formular una hipótesis que explique cómo puede ocurrir la transmisión sináptica del impulso nervioso.

Observación 1. Microfotografías de la sipnasis con microscopios de luz y electrónicos, muestran que no hay una conexión directa (esto es, no hay contacto físico) entre el haz terminal de una neurona y las dendritas de la siguiente.

Observación 2. La sinapsis retarda la transmisión de un impulso nervioso.

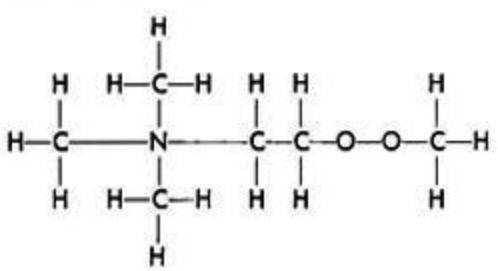
Observación 3. La transmisión mediante una sinapsis se hace siempre en una sola dirección: del haz terminal hacia la dendrita, nunca en la dirección contraria.

Observación 4. Transmisiones sucesivas por medio de una sinapsis producen fatiga en el área misma de las sinapsis.

Observación 5. El estímulo de algunos nervios parece en realidad inhibir los nervios que realizan sinapsis con ellos.

Hubo cierta época en que se pensó que cuando un impulso nervioso llegaba al haz terminal de una neurona se creaba un campo eléctrico a través de la sinapsis, el cual despolarizaba la dendrita de la neurona siguiente. Sin embargo, esta hipótesis no pudo explicar adecuadamente algunas de las observaciones que se mencionaron antes. Más exactamente, las observaciones 4 y 5 no podrían predecirse si la transmisión sináptica se debiera a la creación de un campo eléctrico. Ciertamente no hay razón para que un campo eléctrico produzca fatiga en la sinapsis. Tampoco hay una forma satisfactoria de explicar cómo la creación de un campo eléctrico deba en algunos casos estimular las neuronas postsinápticas mientras que en otros casos las inhiba.

En un esfuerzo por explicar más acertadamente lo que sucede en la sinapsis, recientemente se ha propuesto una hipótesis que puede llamarse la del «transmisor químico». Se ha encontrado que una sustancia química conocida, como acetilcolina (abreviada como Ach) se libera en la sinapsis cuando llega un impulso al haz terminal de la neurona estimulada. La fórmula estructural de esta sustancia es la siguiente:



Se piensa que la Ach es la sustancia transmisora, porque es capaz de difundirse a través del espacio sináptico. Cuando un número suficiente de moléculas de Ach alcanzan las dendritas de una segunda neurona, hacen que la neurona se dispare. Puesto que las dendritas no liberan Ach, la transmisión del impulso nervioso en la sinapsis puede ocurrir solamente en una dirección. Cuando la Ach alcanza la dendrita de una neurona postsináptica, se une a las dendritas en ciertas regiones sensitivas. Se piensa que las moléculas de Ach se adhieren a los sitios sensitivos de una manera bastante similar a la que las enzimas se unen a las moléculas de sustrato (Fig. 11-16). Hasta ahora no se sabe en qué forma la unión de las moléculas de Ach con las neuronas postsinápticas cambian la permeabilidad de la membrana lo suficiente para hacer que la neurona se dispare.

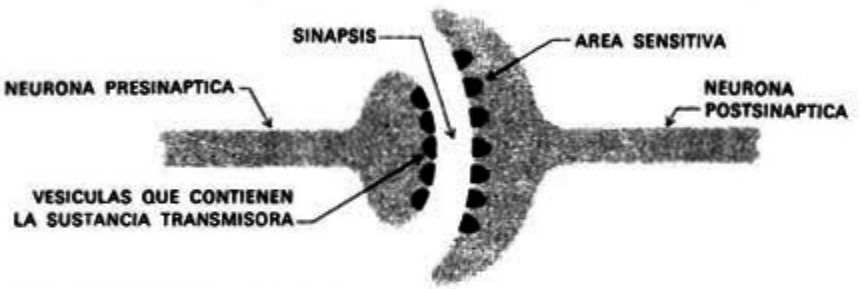
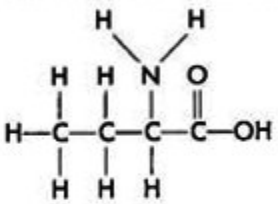


FIG. 11-16. Una sinapsis, mostrando esquemáticamente la relación entre neuronas presinápticas y postsinápticas. La neurona presináptica tiene en su haz terminal, vesículas especiales en las cuales se producen moléculas de acetilcolina. Cuando el impulso alcanza el haz terminal, se liberan estas moléculas y se difunden a través del espacio sináptico para adherirse a las áreas «sensitivas» de las dendritas en la neurona postsináptica. La neurona postsináptica se dispara si toma un número suficiente de moléculas de acetilcolina. Las moléculas adheridas a la fibra postsináptica son destruidas rápidamente por una enzima conocida como la colinesterasa.

Si la teoría del transmisor químico es correcta, ¿por qué las fibras postsinápticas no continúan disparándose indefinidamente una vez que las moléculas de acetilcolina se han adherido a los sitios sensitivos? Los neurofisiólogos y bioquímicos han aislado e identificado una enzima conocida como la colinesterasa, que está localizada en la dendrita receptora. La colinesterasa, como su nombre lo indica, actúa sobre la acetilcolina, rompiéndola, para convertirla en una forma inactiva. La membrana postsináptica se puede entonces reparar por sí misma y puede prepararse para dispararse de nuevo si se libera más acetilcolina. Todo esto ocurre relativamente rápido en el organismo completo. La distancia a través de la sinapsis es más o menos una micra, y se necesitan entre uno y dos milisegundos para que la acetilcolina liberada en las vesículas presinápticas llegue al lado opuesto. El tiempo necesario para la difusión explica por qué los impulsos que deben viajar a través de las sinapsis toman un tiempo ligeramente mayor que aquellos que recorren la misma distancia sobre una sola célula nerviosa.

Los estímulos sucesivos de una serie de nervios producen la fatiga de la sinapsis. La teoría del transmisor químico explica esto asumiendo que las vesículas presinápticas contienen solamente una limitada cantidad de Ach. Los estímulos sucesivos utilizan totalmente la Ach antes de que la célula pueda sintetizar más. Por lo tanto, la sinapsis se fatiga, y se bloquea temporalmente la conducción nerviosa posterior.

No todas las neuronas liberan la misma sustancia transmisora en la sinapsis. Aunque muchas liberan Ach o también otras sustancias excitadoras, algunas ponen en circulación sustancias cuyo efecto es hacer que las fibras postsinápticas sean *menos* excitables. No se conoce la naturaleza química precisa de esta sustancia inhibidora. Pero se sabe que un material químico conocido como el ácido-alfa-aminobutírico está presente en el sistema nervioso central de los mamíferos y que tiene un efecto inhibitorio. La fórmula estructural del ácido-alfa-aminobutírico se muestra a continuación:



Este ácido es definitivamente un inhibidor de las sinapsis de ciertos bogavantes de río; su efecto es disminuir la permeabilidad de la dendrita postsináptica a los iones sodio. Esto hace que las células sean menos excitables, elevando, por lo tanto, el umbral necesario para el estímulo. El valor de las neuronas inhibidoras es obvio cuando se considera la coordinación total de un organismo. Este punto se enfocó previamente en la Sección 11-6. Los movimientos coordinados no podrían ser posibles si todos los músculos se contrajeran simultáneamente. Aunque una simple falta de estímulo podría ocasionar cierto grado de inhibición, la inhibición efectiva de una neurona específica parece proveer un control más preciso sobre la actividad muscular.

11-9 LAS UNIONES NEUROMUSCULARES

La unión de un haz terminal nervioso con una fibra muscular se llama una **unión neuromuscular.** La fibra nerviosa se ramifica en su terminación y cada ramificación se adhiere fuertemente a la cubierta que recubre una sola fibra muscular. En las terminaciones de las muchas ramas nerviosas hay pequeñas protuberancias que se cree contienen Ach; éstas son similares a las protuberancias de Ach de los haces terminales presinápticos. El funcionamiento de la unión neuromuscular y de la sinapsis es bastante similar. Cuando un impulso nervioso llega a las uniones neuromusculares, se libera una pequeña cantidad de sustancia transmisora en el pequeño espacio entre la terminación del haz y la fibra muscular. Lo mismo que en la sinapsis, la sustancia transmisora en la unión neuromuscular hace que la membrana celular muscular se haga más permeable a los iones sodio. El movimiento de iones sodio hacia la parte interna de la fibra muscular, causa la despolarización de la membrana en una forma muy similar a la despolarización de la membrana celular nerviosa. Una corriente de acción se extiende entonces a lo largo de la fibra muscular, estimulando la reacción entre la actina y la miosina, lo cual se ha discutido ya en la Sección 11-5. Poco después de que la sustancia transmisora se ha liberado en las uniones neuromusculares, es destruida por una enzima de una manera similar a la que se realiza en la sinapsis nerviosa.

En los mamíferos se conocen dos tipos de sustancias transmisoras que se producen en uniones neuromusculares diferentes. Un tipo de terminación nerviosa produce Ach; el otro tipo produce epinefrina*. Los dos tipos de nervios así diferenciados forman el sistema nervioso autonómico que se discutirá en la Sección 11-12.

Se sabe que un gran número de drogas actúan directamente en las uniones neuromusculares. Algunas, como la nicotina y la cafeína, tienen el mismo efecto general que la sustancia transmisora; es decir, estimulan la contracción muscular. Una persona que ha tomado demasiada cafeína (del café o de la variedad de colas) a menudo se siente «inquieto», puesto que sus músculos son más sensitivos al estímulo y se contraen más fácilmente. Es por esto que la cafeína se llama un estimulante. Otras drogas sirven para inhibir la actividad de las uniones neuromusculares. Un inhibidor poderoso es la droga curare, conocida como un veneno desde hace mucho tiempo por los indios de la América Central y Suramérica. No se conoce el mecanismo exacto de la acción del curare, pero parece afectar la membrana muscular en tal forma que la sustancia transmisora no puede cumplir su misión. Un animal envenenado con curare muere por parálisis.

Hay aún otra clase de sustancias que actúan sobre las uniones neuromusculares —pero por un mecanismo completamente diferente—. Un ejemplo de tales sustancias es el di-isoprofilfluorofosfato (DFP para abreviar). El DFP tiene un efecto opuesto a la Ach. Opera inactivando la colinesterasa, permitiendo entonces que la fibra muscular continúe disparándose una vez que se aplica un solo estímulo. Una persona expuesta a DFP tiene espasmos musculares prolongados y convulsiones, que la llevan finalmente a la muerte.

11-10 EL SISTEMA NERVIOSO

Cuando se estimula un músculo aislado, se contrae. Sin embargo, la mayoría de la actividad muscular utilizable, se lleva a cabo por músculos intactos dentro de un organismo viviente. En este caso, la mayoría de la actividad muscular sobre un hueso para producir un movimiento organizado es inducida por impulsos que se originan dentro y son llevados por el sistema nervioso. Todo el sistema está compuesto de células nerviosas (neuronas). Estas se pueden dividir en tres tipos, de acuerdo con sus funciones:

1) **Neuronas sensoriales.** Estas neuronas, como su nombre lo indica, se encuentran en receptores sensoriales como los ojos, oídos, piel, etc. Son las neuronas sensoriales las que permiten la captación de estímulos del ambiente, tales como luz, sonidos, olores, calor, frío y contacto.

Ningún organismo viviente se da cuenta exacta de todo el medio que lo rodea. Puede percibir solamente aquella parte del mundo para la cual tiene un equipo perceptivo. De aquí que para las simples amibas no hay tales cosas como ruidos, puesto que no tiene ningún órgano para oír. Para la mayoría de los perros y gatos no existe el color, porque sus ojos no tienen los pigmentos visuales apropiados para percibirlos.

* Esta hormona es llamada a veces *adrenalina*, a pesar de que este término es en realidad el nombre que recibe comercialmente y no un nombre científico.

Un estímulo del ambiente se puede ver como una simple expresión de energía transmisora. Un órgano sensorial es una terminación nerviosa sensorial especializada para percibir una forma de esta energía. Un ruido, por ejemplo, es una expresión de la energía del sonido, la cual es transmitida como ondas de compresión y descompresión en un medio como el aire o el agua; el oído es un receptor diseñado para captar tales ondas. La luz es una forma de energía radiante; el ojo un receptor especializado para su captación. Sin embargo, sin importar el receptor, las comunicaciones con el sistema nervioso central se llevan a cabo enteramente mediante los procesos nerviosos sensoriales.

La especialización de órganos sensoriales y, por lo tanto, de las neuronas sensoriales que los inervan, se ilustra entonces con el hecho de que muchas veces es necesario transformar una forma de energía en otra, antes de poder darse cuenta de su presencia. Las ondas de televisión, por ejemplo, están todas a nuestro alrededor. Sin embargo, no podemos percibirlas si no tenemos el mecanismo apropiado para hacerlo. Para recibir estas ondas, debemos emplear un instrumento (un aparato de televisión) que las transforme a longitudes de onda de luz visible que puedan ser percibidas por nuestros ojos. Los aparatos de televisión, radios y la mayoría de los instrumentos científicos no son más que simples extensiones de nuestros receptores biológicos sensoriales. La especialización de las neuronas sensoriales hacia la forma de energía que captan se ilustra mejor por el hecho de que el nervio auditivo, que inerva el oído, interpreta el dolor como un sonido (esto es, como el sonido de un timbre en los oídos). Por otra parte, el nervio óptico, que inerva el ojo, interpreta el dolor como haces de luz o pequeños puntos de luz (es decir, «ver estrellas»).

2) **Neuronas motoras.** El hecho de percibir un estímulo del ambiente es solamente una parte del funcionamiento de un organismo superior—una respuesta activa que incluya la contracción muscular puede ser requerida. Las respuestas activas son realizadas por impulsos que van a los músculos a través de neuronas motoras.

3) **Neuronas de asociación.** Los papeles que llevan a cabo las neuronas sensoriales y motoras son bastante especializados. Una neurona sensorial es completamente incapaz de inducir una acción motora, y las neuronas motoras no pueden captar estímulos del medio. Para que un estímulo sensorial sea traducido en acción, debe estar conectado con una neurona motora. La conexión necesaria la provee el **sistema nervioso central,** esto es, el encéfalo y la médula espinal—con neuronas de asociación. Estas tienen la misma función de los cables de conexión en un conmutador de teléfonos. Los estímulos que traen las neuronas sensoriales se conectan con las neuronas motoras apropiadas de una manera similar a la de un operador de teléfono; usando los alambres de conexión conecta la llamada en el conmutador del teléfono para que llegue al destino apropiado.

El sistema nervioso completo de un animal superior se puede dividir en dos regiones. La primera es el sistema nervioso central, que consta de la masa encefálica y la médula espinal. La segunda región es el **sistema nervioso periférico,** que consta de neuronas sensoriales y motoras que se extienden a todas las regiones del cuerpo.

El conocimiento científico de la anatomía de la masa encefálica humana se ha desarrollado en gran parte mediante la disección. Sin embargo, no es tan fácil investigar sobre las funciones de las diferentes partes de la masa encefálica. Un primer paso lógico en determinar la función de un órgano del cuerpo es removerlo y observar qué efectos tiene su desaparición sobre el organismo. No hace falta decir que tales experimentos no se pueden realizar en seres humanos. Por lo tanto, el conocimiento científico relacionado con las funciones nerviosas está basado en gran parte en dos fuentes de información. La primera de ellas es la extrapolación de estudios hechos en animales experimentales en los cuales se ha eliminado una parte o sección de la masa encefálica. Los cambios subsecuentes en el comportamiento del animal dan una idea de qué parte de la actividad del animal gobierna esta sección de la masa encefálica. Una segunda fuente de información es la observación hecha por cirujanos en pacientes que sufren de daños en el encéfalo (causados por un accidente, enfermedad o por malformación congénita). Un hombre privado desde el nacimiento de la corteza cerebral (la región externa del cerebro), es capaz de llevar a cabo solamente las funciones animales más básicas, tales como excreción, ingestión, etc. No es capaz, desde ningún punto de vista, efectuar razonamiento alguno. Por lo tanto, es lógico asumir que la corteza cerebral es responsable de llevar a cabo estas funciones. Tales observaciones proveen información bastante valiosa en relación con la función de las partes del encéfalo. Ellas también tienden a confirmar la validez de las informaciones obtenidas por el estudio de masas encefálicas de animales al ser extrapoladas hasta el hombre.

FIG. 11-17. La masa encefálica de una oveja vista desde arriba (izquierda) y desde atrás (derecha). (Cortesía de Schettle Biologicals.)

Como lo muestra la Fig. 11-17, la mayor parte de la masa encefálica está dividida en dos mitades o hemisferios. La región más prominente de la masa encefálica

es el **cerebro,** compuesto de los cuerpos celulares de más de 5.000.000.000.000 de neuronas de asociación. Es en el cerebro en donde se originan las señales para la mayor parte de la actividad (aunque no todas). El cerebro es entonces un «centro de asociación». Recibe los estímulos sensoriales y los traduce, mediante las neuronas motoras, en respuestas apropiadas.

El cerebro conserva además la información recogida por medio de los sentidos, y es por esto el área responsable de la memoria. Si las regiones del cerebro en un paciente humano se tocan con una aguja a través de la cual se aplica un choque eléctrico suave, se puede obtener que el paciente recuerde incidentes menores de su vida—incidentes que habían sido olvidados hacía mucho tiempo. Esto parece indicar que toda la información, no importa cuán trivial ésta sea, se almacena en el cerebro. En vista de la duración de la vida humana, y de los miles de pequeños trozos de información recogidos cada minuto por los sentidos, la capacidad de almacenamiento del cerebro debe ser, sin lugar a duda, prodigiosa.

No hay todavía una hipótesis completamente satisfactoria para explicar el mecanismo de almacenamiento de la memoria. Hay algunos hechos enigmáticos. El separar quirúrgicamente la mitad de un cerebro puede tener poco o ningún efecto sobre la inteligencia o memoria—parece que hay muy poca necesidad de intercomunicación entre las regiones cerebrales. Más aún, las ratas se pueden entrenar en un laberinto y después cruzar sus hemisferios cerebrales con varios cortes dañando así todas las conexiones entre las regiones, y a pesar de esto las ratas recuerdan su entrenamiento previo tan bien como el grupo de las ratas controles. En muchos laboratorios se está trabajando actualmente para encontrar las bases moleculares de la memoria. Aunque los resultados de tales trabajos han sido a veces contradictorios, hay esperanzas de que se puedan hallar algunas pistas en un futuro próximo. Esta parece ser una de las áreas de investigación más prometedoras en este campo.

Los impulsos motores del cerebro son enviados a otra región del encéfalo, el **cerebelo.** El cerebelo «escoge» estos impulsos y los envía a los músculos apropiados a un determinado momento de manera que induzcan una respuesta muscular ordenada. El cerebelo mejora la ejecución de sus deberes a medida que un organismo madura y gana práctica. Los movimientos de un niño muestran muy poca selección de señales cerebrales por parte del cerebelo. A medida que el niño crece, las señales son mejor coordinadas; el infante aprende a coger objetos y a gatear. El aprender a montar una bicicleta que exige una coordinación muscular como respuesta al sentido de equilibrio, depende principalmente de que el cerebelo envíe los impulsos nerviosos en un orden apropiado. El daño accidental del cerebelo puede hacer que un ser humano pierda el control coordinador de sus actividades musculares; sus movimientos pueden volver a ser los de un infante.

El **tálamo** es un área formada por las paredes gruesas de una cavidad profunda dentro del encéfalo, por debajo del cerebro. Este área es un regulador de los impulsos sensoriales que llegan. Inmediatamente por debajo de él está el **hipotálamo,** que contiene los centros que regulan la temperatura corporal. La parte anterior del hipotálamo se encarga de evitar que el cuerpo se caliente demasiado; la parte posterior impide que el cuerpo se enfríe demasiado. El apetito es también regulado por el hipotálamo y por el tálamo, lo mismo que el balance de agua,

metabolismo de carbohidratos y grasas, presión sanguínea, estado emocional y sueño.

La **médula** oblongada es el área engrosada en la parte superior de la médula espinal que conecta ésta con la masa encefálica. Las paredes de la médula oblongada son gruesas y están compuestas en su mayor parte de fibras nerviosas que se extienden desde la médula espinal hasta las regiones superiores de la masa encefálica. La médula oblongada contiene también centros nerviosos que controlan muchos procesos fisiológicos involuntarios, como son la respiración, la velocidad del corazón, la contracción o dilatación de los vasos sanguíneos (que a su vez elevan o bajan la presión arterial), y el vómito. Ciertos virus, tales como los que causan el polio, pueden invadir el fluido espinal que rodea a la médula espinal. Si los virus alcanzan la médula, la muerte se puede producir debido a la parálisis de una fibra nerviosa importante.

Como se ha visto, la mayor parte de la masa encefálica, está dividida en dos partes. Mirándolo desde la parte superior el cerebro se ve dividido en hemisferio derecho e izquierdo. Ya dentro de la masa encefálica, las ramificaciones nerviosas de un lado del cuerpo se entrecruzan con las del otro. Por lo tanto, el lado izquierdo del encéfalo es en gran parte responsable del lado derecho del cuerpo, y viceversa. Los hemisferios del cerebelo están conectados por el **puente de Varolio,** un haz grueso de fibras nerviosas. Estas conexiones permiten la coordinación de los movimientos en ambos lados del cuerpo.

Desde la masa encefálica de los mamíferos se extienden doce pares de **nervios craneales.** Aunque la mayoría de estos nervios inervan estructuras de la cabeza y de las regiones del cuello, unos pocos se extienden también a otras regiones del cuerpo. El nervio vago, por ejemplo, inerva el estómago y el corazón; en este último disminuye su velocidad.

Extendiéndose desde la parte posterior de la masa encefálica está la **médula espinal,** de considerable longitud; en los vertebrados se extiende a lo largo de los orificios centrales de las vértebras, que se encargan de protegerla. Los **nervios espinales** se extienden en pares a cada lado del cuerpo originándose de la médula espinal. Esta está cubierta externamente por tres membranas, las **meninges.** Tanto la médula espinal como la masa encefálica están bañadas por el **líquido céfalo-raquídeo,** el cual contiene sales minerales y pequeñas cantidades de proteínas y azúcar. El líquido céfalo-raquídeo ayuda a proteger el sistema nervioso contra choques físicos, y probablemente también juega cierto papel en su nutrición.

Todo el sistema nervioso central está compuesto, por una parte, de regiones con gran concentración de cuerpos celulares nerviosos y, por otra, de regiones que están compuestas enteramente de procesos celulares nerviosos, ya sea axones o dendritas. En las regiones en donde predominan los cuerpos celulares nerviosos, la gran concentración de citoplasma celular da al tejido un color grisáceo definido, y como consecuencia, se llama «materia gris». La corteza del cerebro es una de estas regiones. En donde las prolongaciones celulares nerviosas son las que predominan, como en el cerebelo, el tejido nervioso se llama «materia blanca». La materia gris forma el centro de la médula espinal; aquí se encuentran los cuerpos celulares de la neuronas de asociación, las cuales realizan la conexión entre las neuronas sensoriales y las motoras. Las regiones externas de la médula están

compuestas de materia blanca, formada por los axones y dendritas que se dirigen hacia el encéfalo y vienen del mismo, al igual que los que salen de la médula espinal hacia el sistema nervioso periférico.

Los nervios que nos son familiares y que se ven fibrosos y blancos, cuando se diseca un cuerpo, son solamente los axones y dendritas de la neuronas localizadas centralmente. La sección transversal de un nervio da la impresión de la sección de un cable telefónico que lleva muchos alambres. Cada prolongación celular nerviosa está aislada de las otras por una capa de grasas. Los cuerpos celulares nerviosos están localizados ya sea dentro de la médula espinal o inmediatamente por fuera, en el ganglio de la raíz dorsal. Algunos de los axones de las neuronas motoras y las dendritas de las neuronas sensoriales —las que se extienden, por ejemplo, desde el dedo grande del pie hasta la parte externa de la médula espinal— pueden tener una longitud de un metro o más.

11-11 EL ARCO REFLEJO

Supongamos que se decapite una rana, y que se separen la parte superior de su cuerpo, el corazón y los órganos, de tal manera que se deje muy poco, con excepción de los huesos de la espalda, la médula espinal, los miembros posteriores y una parte del tejido asociado. Si se aplica ácido acético a la piel del miembro posterior, las extremidades posteriores harán movimientos fuertes y bien coordinados que parecen tener como objeto apartar el irritante (Fig. 11-18). Parece, pues, evidente que aunque el encéfalo puede jugar un papel en la iniciación y coordinación de la actividad muscular, su presencia no es siempre esencial para tal actividad. En virtud de experimentos más amplios hechos en ranas recién preparadas, se pueden estudiar mejor estas respuestas y se puede mostrar que para que éstas ocurran son necesarios solamente la pierna, la piel a la cual se añade ácido acético, los nervios que inervan tanto la piel como los músculos de la pierna y la región de la médula espinal con la cual se relacionan estos nervios.

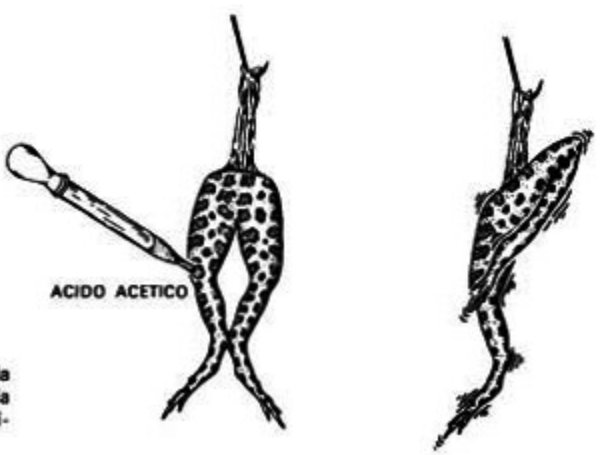


FIG. 11-18. Con solamente las piernas y la médula espinal intactas, una «rana» todavía puede responder apropiadamente a un estímulo.

Si se opera un gato, y se corta la raíz dorsal correspondiente en la médula espinal (como en la Fig. 11-19) el gato no sentirá dolor en el apéndice inervado por el nervio cortado, pero todavía será capaz de moverlo. Si, por otra parte, se cortan los nervios ventrales (Fig. 11-20), el gato sentirá dolor en el apéndice afectado pero no será capaz de moverlo. Estos estudios, combinados con historias de casos clínicos de pacientes humanos, muestran que la raíz dorsal de la médula espinal está compuesta de neuronas sensoriales que entran, mientras que las raíces ventrales están compuestas de neuronas motoras que salen.

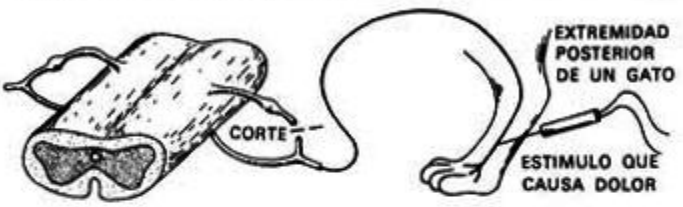


FIG. 11-19

Puesto que la disección y examen microscópico de la materia gris de la médula espinal han revelado la presencia de cuerpos celulares nerviosos de asociación y motores, podemos formular una hipótesis que explique la respuesta que exhiben tanto la rana como el gato.

Las neuronas sensoriales transmiten impulsos a las neuronas de asociación las cuales, a su vez, estimulan las neuronas motoras apropiadas, ya sea al mismo nivel de la médula espinal o a otros niveles a través de las fibras ascendentes y descendentes en la materia blanca. Esta hipótesis se puede verificar experimentalmente y se puede apoyar demostrando que un bloqueo operacional de cualquiera de las uniones en la cadena propuesta para estímulo-respuesta efectivamente previenen la respuesta típica. El bloqueo operacional en cualquier otro sitio del sistema nervioso no tiene efecto sobre la respuesta.

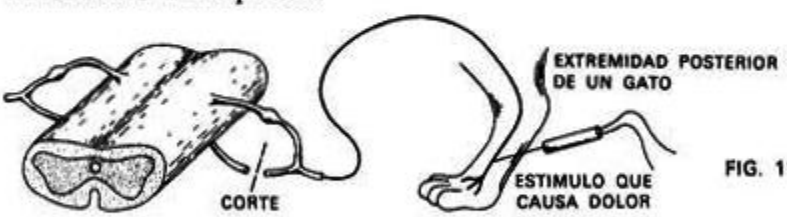


FIG. 11-20

La respuesta que exhibe la rana es un ejemplo de una **acción refleja,** relativamente compleja en este caso. Se conocen muchas acciones reflejas en los animales; la más familiar es posiblemente el reflejo patelar en los humanos. Este es de rutina en la mayoría de los exámenes físicos. Un golpe rápido en la rodilla, inmediatamente por debajo de la rótula produce una repentina sacudida de la pierna. Como la reacción de la rana al ácido acético, se puede demostrar que el reflejo patelar funciona independiente del encéfalo. Propiorreceptores especiales en los tendones de la rodilla inician los impulsos en las neuronas sensoriales, las cuales los transmiten a neuronas de asociación en la médula espinal. Estas neuronas de asociación, a su vez, transmiten simultáneamente impulsos a las neuronas motoras y al encéfalo. Cuando los impulsos que viajan a lo largo de las neuronas motoras, llegan a los músculos apropiados, los músculos se contraen, haciendo

que la pierna se levante. Los impulsos que viajan hacia el encéfalo no hacen más que informar al paciente de lo que ha pasado; el encéfalo no juega ningún papel en la producción del reflejo patelar.

Aunque el reflejo patelar es uno de los reflejos más simples (mucho más simple que el que muestra la rana como respuesta al ácido acético) tres o cuatro neuronas de asociación pueden estar envueltas en la transmisión del impulso de la neurona sensorial a las neuronas motoras. El tiempo que pasa entre el estímulo y la respuesta se puede acortar con la repetición de la acción refleja. El hecho de que la disminución en este intervalo de tiempo no ocurre gradualmente sino a intervalos, apoya la hipótesis de que en estos casos se han seguido vías más cortas eliminando algunas de las neuronas de asociación intermedias.

A veces, las acciones reflejas pueden ser una gran ventaja para un organismo. La mano colocada en una estufa caliente se puede retirar mucho antes que el encéfalo pueda siquiera darse cuenta de lo que está pasando. El tiempo economizado redunda en beneficio para la mano. Sin embargo, se debe tener cuidado al interpretar estos hechos. La acción refleja de retirar la mano de la estufa se lleva a cabo por los mecanismos del sistema relacionado y *no*, por lo menos conscientemente, con el propósito de evitar más daño. Las ventajas selectivas que ofrecen las acciones reflejas son lo suficientemente obvias para explicar su evolución sin tener que recurrir a explicaciones teleológicas.

No todas las acciones reflejas están ya presentes dentro del mismo individuo, como en el caso del reflejo patelar. Algunas deben aprenderse mediante la repetición de una serie de eventos, como, por ejemplo, aprender a tocar un instrumento musical o manejar un automóvil. El fisiólogo ruso Pavlov, por ejemplo, trabajando con perros hizo que al tintineo de una campana siguiera la alimentación del animal. Después de cierto tiempo, el perro secretaba saliva cuando oía la campana, aunque no se le diera alimento. He aquí una acción refleja que ordinariamente no está presente entre los patrones de comportamiento que tienen los perros. Este comportamiento establecido experimentalmente se conoce como **reflejo condicionado.**

11-12 EL SISTEMA NERVIOSO AUTONOMO

Muchos de los órganos del cuerpo humano funcionan perfectamente bien sin ningún esfuerzo consciente por parte de sus poseedores. Ni las contracciones peristálticas del intestino, ni los latidos del corazón, ni la actividad de secreción del páncreas, necesitan una acción consciente. Sin embargo, todos estos órganos están bajo el control del sistema nervioso central. La porción del sistema nervioso central responsable de la realización de estos procesos vitales involuntarios es el **sistema nervioso autónomo.** (Fig. 11-21.)

El sistema nervioso autónomo está formado por dos series completas de nervios. Un nervio de cada grupo va a cada órgano del cuerpo. Aunque estos nervios terminan en la misma parte, se originan en diferentes lugares del sistema nervioso central. Los efectos de estos dos nervios son generalmente opuestos. Por ejemplo, un grupo **(simpático)** aumenta la velocidad del corazón y disminuye la digestión.

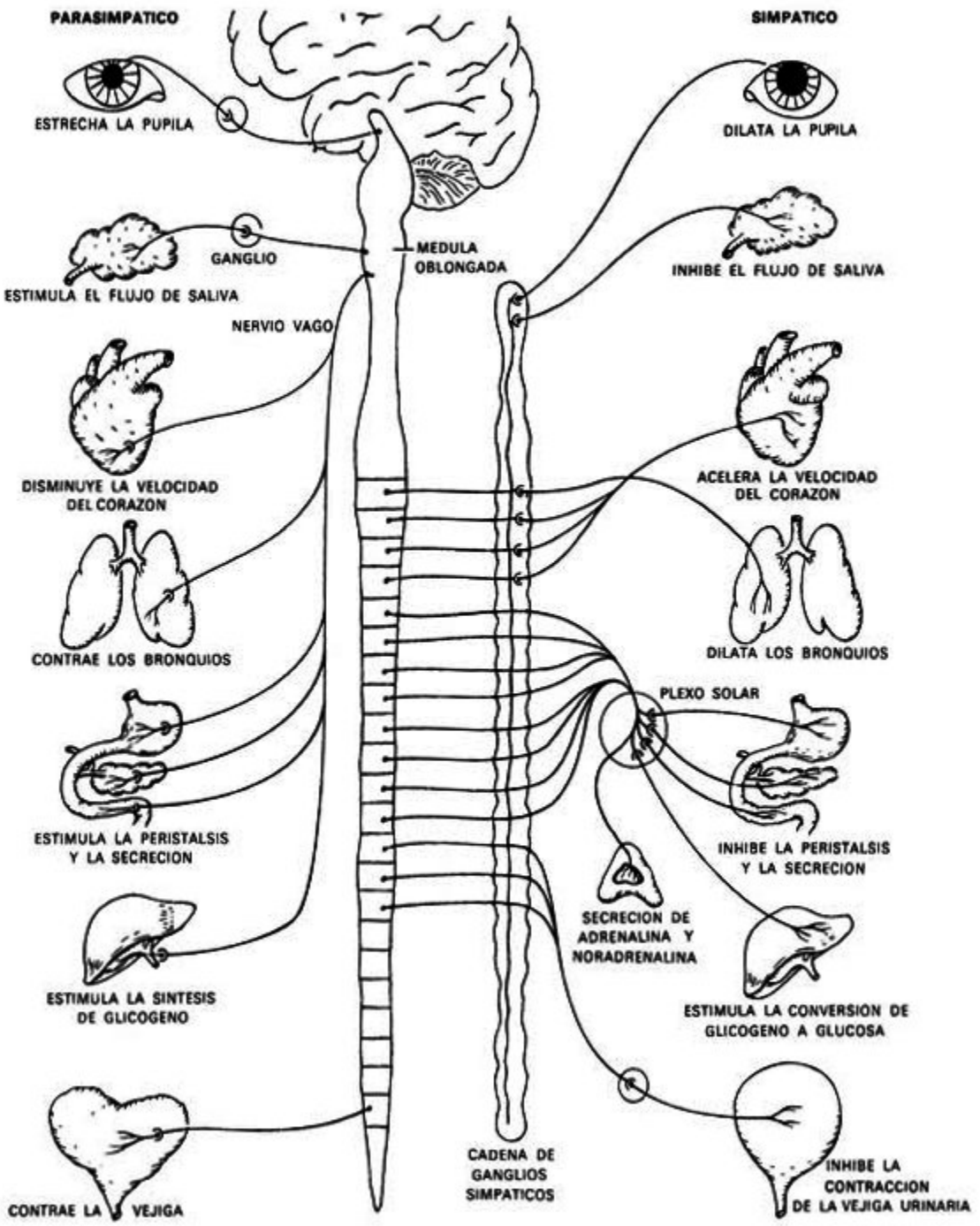


FIG. 11-21. El sistema nerviosos autonómico humano. Los sistemas nerviosos parasimpático y simpático trabajan antagónicamente. Nótese que el nervio que va a la glándula suprarenal no pasa a través de ninguna sinapsis después de que sale de la médula espinal. (De *Biology* por John W. Kimball.)

El otro grupo **(parasimpático)** disminuye los latidos del corazón y acelera la digestión. Se podría formular la hipótesis que cuando el corazón está latiendo lentamente, sólo los nervios parasimpáticos están enviando impulsos, y cuando el corazón late rápidamente, sólo los nervios simpáticos están enviando impulsos. Sin embargo, instrumentos diseñados para medir la actividad nerviosa, contradicen esta hipótesis; ambos nervios laten envían impulsos al mismo tiempo. Cuando el corazón late rápidamente, pasan más impulsos a través del nervio simpático que a través del nervio parasimpático. A su vez, cuando el corazón late despacio, pasan más impulsos a través del nervio parasimpático que a través del nervio simpático.

Este ordenamiento tiene ventajas. Es casi como llevar un grupo de caballos fusteándolos para obligarlos a correr mientras que al mismo tiempo se halan sus riendas para disminuir su carrera. Esta organización permite una respuesta inmediata cuando surge la necesidad de disminuir o acelerar. También provee un nivel de control mejor, puesto que ambos procesos están ocurriendo siempre. Una situación análoga existe con los latidos del corazón. El solo hecho de disminuir o suspender los impulsos del nervio parasimpático produce un inmediato aumento en los latidos del corazón. En una forma similar, una disminución de impulsos a través del nervio simpático produce un inmediato descenso en la velocidad del corazón.

El hecho de que el corazón es un músculo y que, por lo tanto, su contracción tiene bases químicas nos lleva a preguntarnos cómo los nervios simpáticos y parasimpáticos producen un nivel de regulación tan fino. En 1920 el fisiólogo Otto Loewi llevó a cabo un experimento para verificar la hipótesis de que los nervios parasimpáticos y simpáticos que van al corazón producen diferentes sustancias transmisoras con efectos opuestos. El separó el corazón de una rana dejando en él sus nervios simpáticos y parasimpáticos. Aisló, además, otro corazón sin ningún nervio, colocando cada uno de ellos en una solución salina. Después estimuló los nervios parasimpáticos de la primera preparación durante un período de tiempo considerable, sacando entonces el corazón con los nervios de la solución salina y colocando el segundo corazón en la misma solución. Su razonamiento se puede analizar de la siguiente manera:

Hipótesis: *Si...* las fibras parasimpáticas liberan una sustancia inhibidora que disminuye la velocidad del corazón, ...

Predicción: *entonces...* las pequeñas cantidades de esta sustancia, presentes en el baño de solución salina en el cual ha estado un corazón cuyas fibras parasimpáticas se han estimulado, debe disminuir la velocidad de los latidos de un corazón fresco colocado en la solución.

Cuando el segundo corazón fue colocado en el baño salino, la velocidad de latidos, como Loewi lo predijo, disminuyó. El efecto opuesto se encontró cuando el experimento se repitió estimulando las fibras simpáticas. Las sustancias liberadas por los nervios parasimpáticos y simpáticos se aislaron e identificaron más tarde. Estos resultados parece que le dan un apoyo definitivo a la hipótesis de Loewi. A partir de esto, se mostró más tarde que existían situaciones similares en las diversas uniones neuromusculares dentro del sistema nervioso autónomo.

11-13 EL SISTEMA DE CONTROL QUIMICO

En el sistema nervioso simpático hay un nervio que va directamente al órgano que inerva sin pasar a través de ninguna sinapsis intermedia (Fig. 11-21). Este órgano es la **glándula suprarrenal,** localizada en la superficie superior del riñón. Del estudio del desarrollo de la glándula suprarrenal en embriones, se sabe que la porción central o medular se desarrolla de células neurales, y que el nervio simpático que inerva el órgano se une a la médula. La región interna de la glándula suprarrenal, la médula suprarrenal, secreta la epinefrina. La epinefrina se libera directamente en la corriente sanguínea y circula por el cuerpo. Recuérdese que un compuesto liberado en el torrente sanguíneo por una estructura del cuerpo y que causa un efecto en alguna otra parte del cuerpo se llama una hormona. Las hormonas son secretadas por un grupo de glándulas que forman en conjunto el **sistema endocrino.**

La epinefrina produce efectos que son similares a los causados por el estímulo de todo el sistema nervioso simpático. La velocidad del corazón y la presión sanguínea aumentan, el hígado libera azúcar en el torrente sanguíneo, y la sangre se dirige sobre todo al corazón y a los músculos por dilatación de las arteriolas que los irrigan y por la contracción de las que irrigan el estómago y los intestinos. *Por lo tanto la glándula suprarrenal produce una hormona cuyo efecto es idéntico a los causados por las sustancias transmisoras nerviosas.* La diferencia principal está en la velocidad; el efecto del estímulo nervioso es casi inmediato, mientras que la epinefrina no puede actuar más rápido que la velocidad de la corriente sanguínea por la cual es transportada. Hay también un factor de especificidad; el estímulo de nervios simpáticos se puede limitar a un solo órgano, mientras que la epinefrina tiene que afectar todas las partes del cuerpo son sensibles a ella.

Hasta cierto punto, podemos imaginar la glándula suprarrenal como una terminación especializada de la fibra simpática que la inerva. Lo mismo que una fibra nerviosa periférica causa la liberación de acetilcolina para estimular a la neurona con la cual hace sinapsis. En forma similar el nervio simpático de la glándula suprarrenal causa la liberación de epinefrina para estimular ciertas otras regiones del cuerpo. Esto sugiere una íntima relación entre el sistema nervioso y el sistema endocrino —sistema al cual pertenece la glándula suprarrenal.

Otras observaciones apoyan esta idea. Inmediatamente debajo del hipotálamo está colocada la **hipófisis** o **glándula pituitaria.** La región anterior de esta glándula se desarrolla embriológicamente del techo de la boca. Sin embargo, la región posterior se desarrolla del tejido nervioso de la masa encefálica y está compuesta de células nerviosas modificadas. Esta porción de la pituitaria produce hormonas que contraen las arteriolas causando una elevación en la presión sanguínea y una reducción en el volumen de la orina. Otra hormona que también se produce aquí causa la contracción en los músculos de la pared del útero y probablemente juega algún papel en la inducción del parto.

Porciones de la masa encefálica adyacentes a la pituitaria, especialmente ciertas regiones del hipotálamo, contienen grandes cantidades de estas mismas hormonas de la pituitaria. Estas hormonas se pueden producir allí, y simplemente almacenarse en la porción posterior de la glándula pituitaria hasta su liberación

en la corriente sanguínea. Sin importar la función exacta, es claro que existe una íntima relación entre el sistema nervioso y el sistema endocrino.

Tal vez en ningún otro sitio es tan evidente la íntima interrelación entre el sistema nervioso y el sistema endocrino como en el sistema reproductor animal. El éxito de la reproducción en los animales depende en gran parte del estímulo y respuestas de los organismos que se parean, y no menos del medio hormonal apropiado dentro del organismo. Más aún, particularmente en el hombre, ciertos factores psicológicos pueden influir sobre los patrones reproductivos, a veces suprimiendo o bloqueándolos completamente.

Los órganos productores de gametos tanto de los sistemas reproductores masculinos como femeninos (los testículos y ovarios respectivamente) son también glándulas endocrinas. Por ejemplo, una porción del ovario del mamífero (el cuerpo lúteo) secreta hormonas que preparan a la hembra para el embarazo induciendo la construcción de un forro uterino para la nutrición del embrión en desarrollo, estimulando las glándulas mamarias para secretar leche, etc. Células especiales en los testículos (las células intersticiales de Leydig) producen **testosterona,** una hormona responsable del total desarrollo de los órganos reproductores, voz profunda, crecimiento de la barba, y otros cambios característicos asociados con la pubertad.

La investigación en las glándulas endocrinas van generalmente del nivel macroscópico al microscópico. Si se sospecha que un tejido *A* tiene función de glándula endocrina, se extirpa quirúrgicamente en un animal experimental para ver qué dificiencia ocasiona, si es que ocasiona alguna. Se puede entonces sospechar una función para la glándula *A* (asumiendo que es una glándula). Como consecuencia el razonamiento puede expresarse así:

Hipótesis: *Si*... la glándula *A* tiene algún papel en el proceso fisiológico *x*, ...

Predicción: *entonces*... al remover quirúrgicamente la glándula *A* se debe producir un cese del proceso *x*.

El cese del proceso *x* se descubre generalmente por ciertos síntomas de deficiencia, tales como la falta en obtener una madurez sexual, caída en la presión sanguínea, etc. Si al eliminar el tejido *A* se produce el efecto predicho, se pueden preparar extractos del tejido e inyectarlos en la corriente sanguínea del animal. Si se alivian los síntomas de deficiencia, el extracto se puede analizar químicamente y se puede aislar, y tal vez identificar la hormona apropiada. Los estudios sobre su naturaleza química pueden llevar hasta la síntesis final del producto en un laboratorio.

El descubrimiento de la insulina puede tomarse como un ejemplo de investigaciones endocrinas. Se sabe que la insulina es una hormona que se produce en el páncreas y que regula el nivel de azúcar en la sangre. En 1886 los fisiólogos von Mering y Minkowski, estudiaron el papel del páncreas en la digestión. Ellos extirparon el páncreas de un perro, esperando encontrar variaciones en la digestión de las grasas (puesto que el páncreas es la única glándula que secreta la enzima que hidroliza las grasas). En lugar de esto, los perros mostraron un gran aumento en la cantidad de orina y murieron entre los 10 y 30 días. Las personas que cuidaban los animales eran muy observadoras y notaron que la orina de estos animales experimentales atraía a las hormigas. Esto no sucedía con la orina excretada

por los animales controles. Investigaciones posteriores revelaron la causa —la orina de los perros a los que se les había extirpado el páncreas contenía azúcar.—La semejanza de estos síntomas con los de los seres humanos que padecían de diabetes mellitus fueron evidentes. De este modo, un resultado que no era esperado y una observación al azar condujeron a la oportunidad única de hacer investigación en una enfermedad fatal en el hombre. Muchos investigadores se interesaron en el problema.

El examen histológico del páncreas reveló que estaba realmente compuesto de dos tipos de tejidos. Uno de los tejidos secreta las enzimas digestivas. El otro se encuentra en forma de islotes de tejidos (llamados los islotes de Langerhans) encajados dentro del tejido digestivo. Pero ¿cuál de estos tejidos es el que, con su ausencia, causa los síntomas de diabetes? No es posible separar quirúrgicamente los islotes y el tejido digestivo. Sin embargo, si se amarran los conductos pancreáticos, el tejido digestivo se degenera, quedando intactos únicamente los islotes de células. Una hipótesis que propusiera que es la ausencia del tejido digestivo la que causa los síntomas de diabetes, pronosticaría que el síntoma de la enfermedad progresaría a medida que se degenerará el tejido digestivo. En cambio, una hipótesis que propusiera que el tejido de los islotes es la región decisiva, debe pronosticar que no se producen síntomas de diabetes. Los resultados experimentales contradicen la primera hipótesis y apoyan la segunda. No hay síntomas de diabetes en los animales experimentales.

Pero ¿en qué forma la ausencia de los islotes de tejido causan los síntomas de diabetes? Es razonable formular la hipótesis que los islotes de tejido secretan una hormona. De acuerdo con esto, animales experimentales cuyos páncreas habían sido extirpados se alimentaron oralmente con tejido pancreático para ver si la supuesta hormona podía absorberse en cantidades lo suficientemente grandes como para prevenir los síntomas de diabetes. Los resultados fueron negativos. La hormona, si existía, aparentemente era digerida y, por lo tanto, no era efectiva. Entonces se inyectaron en un organismo los extractos pancreáticos disueltos en un medio apropiado. Pero tampco tuvieron efecto. Para este mismo tiempo, un joven médico canadiense llamado Banting se interesó en el problema. Se le ocurrió que tal vez la enzima digestiva producida por un tipo de células pancreáticas podía digerir las hormonas producidas por la otra. Para resolver este problema, Banting tenía que encontrar alguna forma de aislar los islotes de tejidos sin activar la acción detrimental de las enzimas digestivas del páncreas.

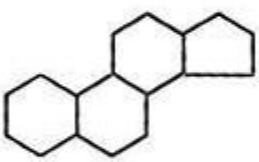
La solución posible se presentó por sí misma. Banting sabía que en el desarrollo embrionario del páncreas, los islotes de tejido comenzaban a funcionar mucho antes de que el tejido digestivo comenzara a producir enzimas. En colaboración con otros tres investigadores, Banting extrajo páncreas en este estado de desarrollo embrionario e inyectó los extractos a perros experimentales cuyos páncreas habían sido extirpados. Los síntomas de diabetes desaparecieron dramáticamente. La atención se enfocó entonces hacia el aislamiento de la hormona producida por las células de los islotes. Finalmente se logró aislar la hormona insulina en una forma lo suficientemente pura como para ser utilizada en pacientes humanos. Puesto que la insulina de un mamífero es muy parecida a la de otro, las insulinas animales se podían utilizar para tratar pacientes humanos. La de-

terminación de la estructura molecular de la insulina por Frederick Sanger y sus colaboradores alrededor del año 1950, dio esperanza para una síntesis final de esta hormona en el laboratorio en una escala grande y comercialmente práctica.

¿Cómo funcionan las hormonas como la insulina? La mayoría de los estudios sobre la insulina sugieren que de alguna manera está relacionada con la regulación del metabolismo de azúcares en el cuerpo. Los diabéticos no solamente presentan altas concentraciones de azúcar en la orina, sino que además no pueden guardar glucosa en la forma de glicógeno en el hígado. Una vez se formuló la hipótesis de que la insulina actuaba en algunas de las enzimas relacionadas con el metabolismo de carbohidratos, asegurando en alguna forma su funcionamiento normal. Sin embargo, nunca se obtuvo evidencia experimental convincente. Las investigaciones recientes sugieren que la insulina actúa sobre las membranas celulares haciéndolas permeables a la glucosa. Cuando la hormona está ausente, la glucosa no puede entrar en las células, y, en consecuencia, no puede utilizarse como una fuente de energía, ni tampoco almacenarse como reserva de glicógeno. En lugar de esto, se colecta en la sangre y subsecuentemente aparece en la orina.

Las hormonas no pertenecen a ningún grupo de compuestos químicos. Algunas tienen una estructura relativamente simple. La epinefrina, por ejemplo, tiene la fórmula $C_9H_{13}O_3N$, y se puede producir sintéticamente. Otras hormonas, como la insulina, son las proteínas.

Otras aún son esteroides, una clase de compuestos químicos con la configuración característica de anillo que se muestra a continuación:



Las hormonas sexuales masculinas y femeninas son todas esteroides. Así como las hormonas pertenecen a un sinnúmero de diferentes familias químicas, así también se puede formular la hipótesis de que ellas operan en un sinnúmero de maneras diferentes. Los bioquímicos ya no esperan encontrar que todas las hormonas tengan un mecanismo similar de acción como es el caso de las enzimas.

Las glándulas endocrinas forman una red interdependiente no sólo entre ellas sino también con el resto de los órganos del cuerpo. La producción de la hormona tirotrofina en la glándula pituitaria, por ejemplo, estimula la liberación de la hormona tiroxina en la glándula tiroides. La tiroxina, a su vez, aumenta la proporción de metabolismo en todas las células del cuerpo. El aumento de la tiroxina en la sangre tiene un efecto de retroacción sobre la glándula pituitaria; cuanto mayor sea la concentración de tiroxina, menor cantidad de tirotrofina se producirá en la glándula pituitaria. Por lo tanto, existe un balance dinámico entre todas las glándulas endocrinas. A su vez, las glándulas endocrinas afectan todos los otros sistemas del cuerpo. Asimismo, en un organismo viviente complejo existe una red intrincada de señales químicas y físicas de retroacción. Así como una casa hecha con cartas se puede afectar drásticamente al quitar una sola carta,

la ausencia o cambio en la cantidad de una sola hormona puede afectar tremendamente el balance fisiológico existente en el organismo. La naturaleza de este balance y su mantenimiento serán los tópicos del capítulo siguiente.

11-14 CONCLUSION

Algunos filósofos han propuesto que la existencia de cualquier ambiente depende completamente de su percepción. Aunque éste es un tópico que todavía está en debate, quedan muy pocas dudas de que para un organismo con muy poca percepción, el medio que lo rodea también ofrece pocos estímulos. En este capítulo hemos considerado los sistemas que hacen de los animales seres activos, perceptivos y sensitivos.

Vimos primero que un sistema nervioso permite a los animales percibir su ambiente, recordar esta experiencia (memoria) y dar una respuesta. Más aún, al efectuar movimientos mediante los músculos, el sistema nervioso permite que un organismo responda a su ambiente en una forma ordenada.

En nuestra discusión del sistema muscular, hemos examinado en cierto detalle una hipótesis explicando cómo ocurre la contracción muscular. Al estudiar la naturaleza del impulso nervioso, hemos visto cómo el impulso al llegar al músculo se traduce en una contracción muscular.

El resultado de la contracción muscular, como hemos visto, depende de la ayuda que le presta el sistema esquelético en el anclaje y la palanca de los músculos.

Finalmente, hemos discutido el sistema endocrino como un medio de llevar a cabo un control mejor sobre importantes procesos de bastante duración en el organismo. Todos estos sistemas muestran una íntima interrelación fisiológica y anatómica, y es ésta la que es responsable por el alto grado de coordinación que despliegan los organismos superiores.

EJERCICIOS

1. Explique la teoría del «deslizamiento de filamentos» en la contracción muscular. ¿Qué evidencia apoya esta hipótesis?
2. ¿Cómo sabemos que el oxígeno no es necesario para la contracción real de los músculos? ¿Cuál es entonces el papel del oxígeno en la contracción muscular?

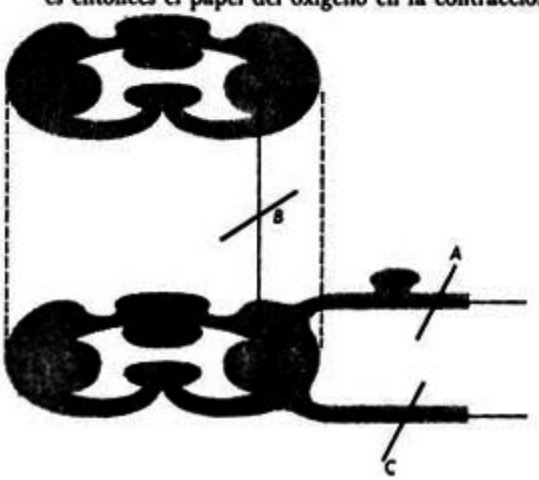


FIG. 11-22

3. En relación con el movimiento del organismo, ¿cuál es la relación entre huesos y músculos?
4. Explique la función de cada una de las siguientes partes de la masa encefálica: *a*) cerebro, *b* cerebelo, *c*) tálamo, *d*) médula oblongada.
5. ¿Qué efectos tendría sobre un individuo el hacer cortes en las regiones *A*, *B* y *C* de la médula espinal como se muestra en la Fig. 11-22?
6. ¿Cuál de las siguientes observaciones sería una evidencia *correcta* para demostrar que el impulso nervioso no es solamente eléctrico, sino de naturaleza electroquímica?
   a) El impulso nervioso va más rápido a lo largo de un axón que una corriente eléctrica a través de un conductor apropiado.
   b) El impulso nervioso va más despacio a través del axón.
   c) Dada una cierta excitación eléctrica mínima, una fibra nerviosa siempre conducirá una corriente de la misma magnitud no importa la intensidad del estímulo.
   d) La fibra nerviosa conducirá un impulso con una intensidad que varía proporcionalmente a la intensidad del estímulo.
7. ¿Cuál de las gráficas en la Fig. 11-23 representaría mejor la respuesta de una neurona a una intensidad creciente del estímulo? ¿De un nervio completo (compuesto de haces de neuronas)? Explique su respuesta.

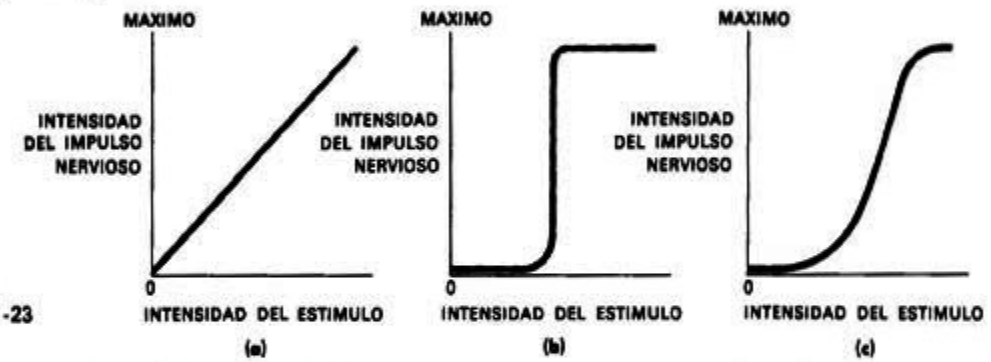


FIG. 11-23

8. Discuta cuál es el significado de los siguientes términos en relación con el peso de un impulso nervioso a lo largo de un axón: *a*) umbral, *b*) todo o nada.
9. ¿Qué es la llamada «bomba de sodio»? ¿Qué relación tiene con la conducción en una neurona? ¿Muestra otros tipos de células este fenómeno?
10. ¿En qué forma la hipótesis del transmisor químico explica la conducción a través de una sinapsis? ¿A través de la unión neuromuscular? Diseñe un experimento para verificar esta hipótesis.
11. ¿Cuál es la diferencia entre los sistemas nerviosos autonómico y periférico?
12. Distinga entre sistema nervioso simpático y parasimpático.
13. Los experimentos de Edwin Land (quien inventó la cámara polaroide) sobre la naturaleza del color de la visión, son hasta cierto punto una controversia. Sin embargo, han dado alguna información importante sobre cómo opera la visión del color en el ojo humano. Land fotografió un objetivo coloreado (por ejemplo, una botella azul) en una película de blanco y negro. La fotografía se tomó a través de dos filtros diferentes, uno verde y otro rojo. Las diapositivas que se obtuvieron tenían intensidades diferentes de gris (Fig. 11-24 *a*). Después se proyectaron en una pantalla de tal manera que las dos imágenes coincidieran. La diapositiva (tomada a través del filtro rojo) se proyectó con una luz verde, y la diapositiva #2 (tomada con un filtro verde) se proyectó con una luz roja (Fig. 11-24 *b*). ¡La imagen que aparecía en la pantalla se veía ahora con su color original azul! Medida en una escala arbitraria, la cantidad relativa de luz proveniente del proyector verde tenía un valor de 3 y la del proyector rojo un valor de 5. Land entonces invirtió las diapositivas, poniendo la diapositiva #1 en el proyector con luz roja y la diapositiva #2 en el proyector con luz verde (Fig. 11-24 *c*). En este caso, la intensidad relativa de la luz roja fue 3, y la de la luz verde fue 5. ¡La imagen proyectada vino a ser de un color amarillo!

Experimentos bioquímicos han demostrado que hay por lo menos dos (en realidad probablemente tres) pigmentos fotosensitivos en el ojo humano. Se piensa que cada pigmento está

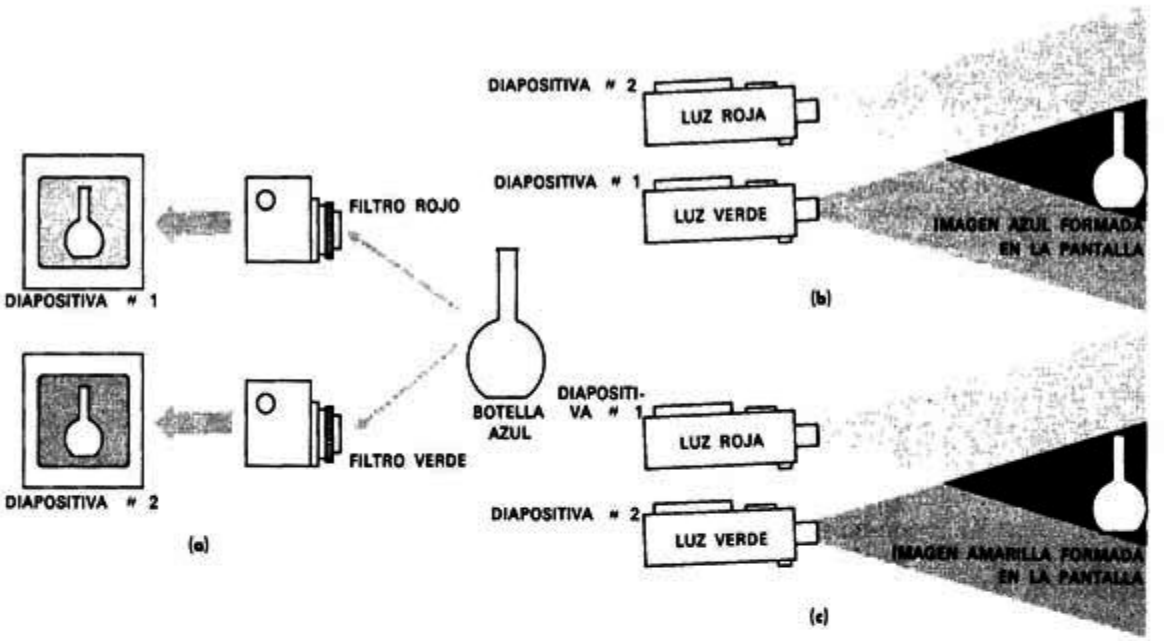


FIG. 11-24

localizado en la retina, en un tipo diferente de células, y que cada uno absorbe mejor una diferente longitud de onda lumínica. En base a esta información y de los resultados de los experimentos de Land, ofrezca una hipótesis para explicar cómo el encéfalo podría interpretar el color a partir de las ondas de la luz que inciden en la retina.

14. Explique cómo se cree que se transmiten los impulsos nerviosos a través de una sinapsis. ¿Qué evidencia apoya esta hipótesis?

15. A los fisiólogos les ha preocupado la siguiente pregunta: ¿qué efecto tiene la insulina sobre la velocidad de síntesis de grasas (esto es, la conversión de glucosa en grasas) en los mamíferos. En las series de experimentos que se muestran en la Fig. 11-25, se utilizó carbón radioactivo (C^{14}) como un trazador.* Estudie la figura y conteste entonces las siguientes preguntas:
   a) ¿Apoyan o refutan estos resultados experimentales a la hipótesis de que la insulina en realidad acelera la síntesis de grasas en los tejidos de mamíferos? Dé razones para su respuesta.
   b) ¿Qué objeto tiene la serie de experimentos en la fila 1? ¿Qué muestra en relación con el experimento completo?
   c) Se ha mostrado que la insulina no aumenta la velocidad de síntesis de grasas a partir de glucosa bajo condiciones *in vitro* (tubo de ensayo) —es decir, si las células de tejido graso— se han descompuesto, pero están presentes todas las moléculas que estaban en las células. ¿Puede sugerir Ud. un mecanismo por medio del cual la insulina pueda afectar la velocidad de conversión de la glucosa en grasas en las células vivientes intactas dentro de un organismo?

16. Teniendo en cuenta la coordinación, ¿cuáles son las ventajas relativas de los sistemas nervioso y endocrino para un organismo?

---

* Adaptado de Vincent Dole, «Body Fat.» *Scientific American*, diciembre de 1959, pág. 74.

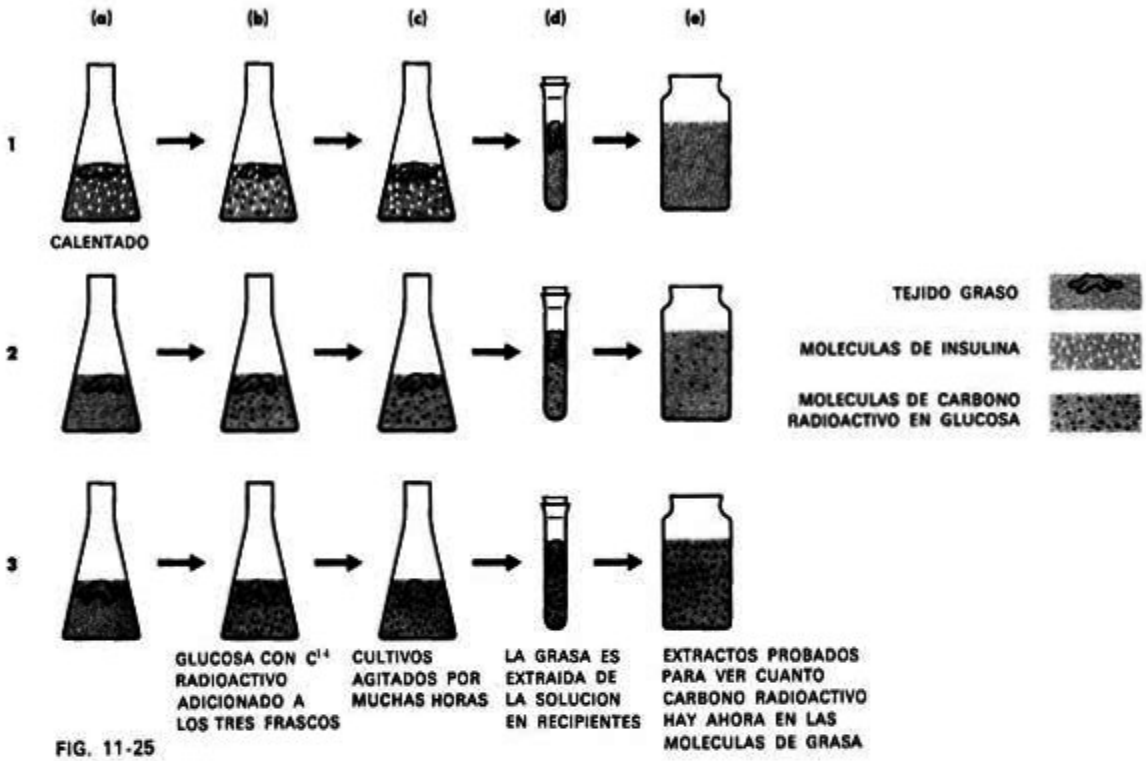


FIG. 11-25

17. Observe las dos gráficas en la Fig. 11-26. Estas gráficas muestran el efecto que tiene la administración de 50 gramos de glucosa a dos diferentes individuos sobre la concentración de glucosa en la sangre. ¿Qué diferencias nota Ud. en las respuestas de estos dos individuos? ¿Cuál de los dos individuos parece ser normal? ¿Qué problema tendría el otro? Dé razones para su respuesta.

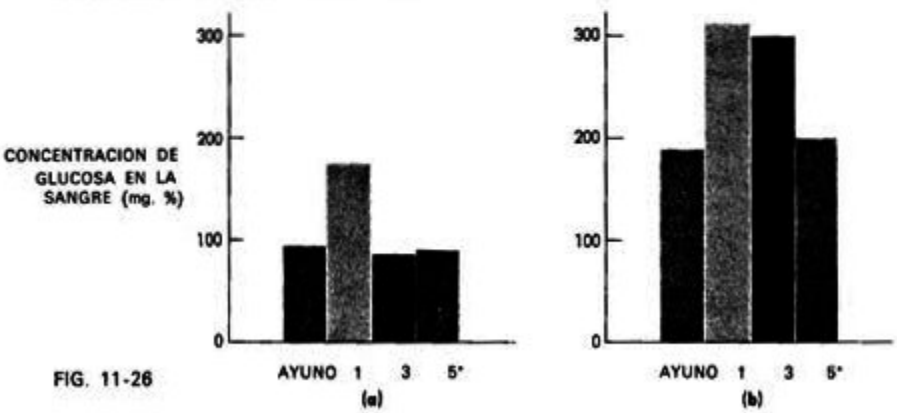


FIG. 11-26

18. Explique cómo el proceso reproductivo en los mamíferos podría estar controlado por el sistema endocrino.

* Ayuno, una hora después de la comida, tres horas después de la comida, cinco horas después de la comida.

LECTURAS SUGERIDAS

BAKER, PETER F., «The Nerve Axon» *Scientific American*, marzo de 1966, p. 74. Una visión moderna de la transmisión entre neuronas al nivel molecular.

BÉKÉSY, GEORG VON, «The Ear.» *Scientific American*, agosto de 1957, p. 66. Este artículo es un poco complejo, pero explica el trabajo del autor sobre los mecanismos de audición. Una buena introducción al concepto moderno de la función del oído.

GALAMBOS, R., *Nerves and Muscles* (New York.: Doubleday Anchor Books, 1962). Este es uno de los *Science Study Series*. El libro cubre algunos de los principios físicos y químicos relacionados con la conducción de impulsos por los nervios y durante la contracción muscular.

GALVANI, LUIGI, *Effects of Electricity on Muscular Motion*. Traducido por Margaret Glover Foley, con notas y una introducción crítica por I. B. Cohen. (Norwalk, Conn.: The Burndy Library, 1953.) Esta es una traducción más moderna y más fácil de leer de los fascinantes experimentos de Galvani. La introducción incluye también un resumen de la vida de Galvani. Vale la pena ser leído por cualquier estudiante que esté interesado en estas primeras investigaciones.

GRIFFIN, D. R., *Animal Structure and Function* (New York: Holt, Rinehart and Winston, 1962). Este libro es uno de la «Modern Biology Series», que se puede conseguir en rústica. Cubre los principios básicos de la estructura y función animal, en un sin número de tipos de organismos. Es sumamente útil para propósitos comparativos.

HUXLEY, H. E. «The Mechanism of Muscular Contraction.» *Scientific American*, diciembre de 1965, p. 18. Un buen resumen de las hipótesis corrientes relacionadas con la contracción muscular.

KATZ, BERNARD, «The Nerve Impulse.» *Scientific American*, noviembre de 1952, p. 55. Un artículo bastante viejo más que el de Keynes, contiene, sin embargo, una gran cantidad de información útil. Está bien escrito y relativamente fácil de entender.

KEYNES, RICHARD D., «The Nerve Impulse and the Squid.» *Scientific American*, diciembre de 1958, p. 83. Un artículo difícil, pero que contiene mucha información sobre la conducción del impulso nervioso y el mecanismo bioquímico por el cual se realiza. Vale la pena emplear el tiempo necesario para entenderlo.

LAND, EDWIN, «Experiments in Color Vision.» *Scientific American*, mayo de 1959, p. 84. Este artículo discute algunos de los recientes trabajos que muestran cómo el ojo puede posiblemente usar solamente dos pigmentos visuales para producir una visión completa del color.

LEVINE, RACHMIEL, y M. S. GOLDSTEIN, «The Action of Insulin.» *Scientific American*, mayo de 1958, p. 99. Este artículo discute cómo la insulina puede regular el metabolismo del azúcar influyendo sobre la cantidad de azúcar que pasa a través de las paredes de ciertas células.

MCELROY, W. D., y H. H. SELIGER, «Biological Luminescence.» *Scientific American*, diciembre de 1962, p. 76. Este artículo muestra cómo se produce bioquímicamente la luz fosforescente en la luciérnaga. El artículo también muestra la variedad de organismos que producen esta luz por una variedad de métodos bioquímicos.

RUSHTON, W. A. H., «Visual Pigments in Man.» *Scientific American*, noviembre de 1962, p. 120. Discute tres pigmentos aparentemente responsables por la visión de color y en blanco y negro. Da datos fisiológicos y bioquímicos de estos pigmentos. Este artículo es bueno para estudiantes avanzados interesados en la bioquímica de la visión.

WILKINS, LAWSON, «The Thyroid Gland.» *Scientific American*, marzo de 1960, p. 119. Abarca una discusión panorámica del papel de la tiroides y de cómo controla químicamente la velocidad del metabolismo.

ZUCKERMAN, SIR SOLLY, «Hormones.» *Scientific American*, marzo de 1957, p. 76. Un artículo de revisión sobre las varias hormonas de los vertebrados, haciendo énfasis en su papel de integración en la fisiología del organismo completo.

«The Marvel of Motion.» Parte I en las series de la revista *Life*, «The Human Body», 26 de octubre de 1962, pp. 76-98. Discute la anatomía del cuerpo humano, con especial énfasis en sus adaptaciones para vivir de pie y para el movimiento.

«The Circuits of the Senses.» Parte IV en las series de la revista *Life*, «The Human Body», 28 de junio de 1963. Una discusión sobre el sistema nervioso cómo recibimos estímulos y cómo los traducimos en una respuesta. También incluye una discusión sobre el mal funcionamiento del sistema en algunos casos.

CAPITULO 12

AUTORREGULACION: EL PRINCIPIO DE HOMEOSTASIS

12-1 INTRODUCCION

La adaptación a un medio externo variable es uno de los mayores problemas que confronta cualquier organismo viviente. Los cambios de temperatura, el pH, la disponibilidad de alimento y otros asuntos semejantes, ejercen cierto efecto sobre la vida de las células individuales. En un organismo complejo, especialmente en los animales, las células están bañadas en fluidos que, hasta cierto punto, actúan como amortiguadores contra tales cambios. Estos fluidos forman el **medio interno** de las células.

Una característica sorprendente del medio interno es la de permanecer constante, sin importar los cambios, algunas veces severos, en las condiciones externas. Consideremos el hombre, por ejemplo. La temperatura del ambiente externo puede variar desde el punto de congelación hasta más de 38° C. Sin embargo, la temperatura de su medio interno permanece cerca de los 37° C. Su dieta puede incluir una gran cantidad de azúcar un día, y muy poca al siguiente. Sin embargo, la cantidad de azúcar en la sangre permanece la misma ambos días. Puede hacer ejercicios violentos, liberando una gran cantidad de anhídrido carbónico y, sin embargo, la cantidad de anhídrido carbónico en la sangre y los fluidos tisulares permanecen bastante constantes. Este tipo de observaciones hicieron que el gran fisiólogo francés Claude Bernard (1813-1878) dijera: «todos los mecanismos vivientes, tan variados como son, tienen un solo objeto: el de preservar constantes las condiciones de la vida en el medio interno.»

El principio de Bernard del ambiente interno provee una forma (apropiada) de considerar la multitud de actividades fisiológicas dentro de un organismo complejo. Las células de un organismo complejo pueden tolerar solamente pequeños cambios en las condiciones del fluido que las rodea. Como consecuencia muchos controles fisiológicos han evolucionado para mantener el medio interno sin variaciones demasiado grandes en cualquier dirección. Estos controles comienzan a operar como respuesta a cambios en el medio externo.

12-2 UNA ANALOGIA DE LA MECANICA DE LA AUTORREGULACION

Una de las características más importantes de los mecanismos fisiológicos de control, es la de estar construidos dentro del sistema que regulan. Sus controles son autorregulables, no necesitan recibir instrucciones constantes de un agente externo. Estos controles mantienen el sistema en **equilibrio.** Un sistema en equilibrio es aquel cuyas características totales no cambian. Es útil distinguir entre dos tipos generales de equilibrio: **equilibrio estático** y **equilibrio dinámico.**

FIG. 12-1. Dos sistemas mecánicos que muestran (a) el equilibrio estático y (b) el equilibrio dinámico. El flotador, la varilla de conexión y el mecanismo de la válvula en (b) constituyen un ejemplo de un sistema de autorregulación.

En el tanque que se muestra en la Fig. 12-1 (a), el nivel de agua permanece constante por un período de tiempo largo. Puesto que las características totales de este sistema no cambian, se dice que está en equilibrio. El equilibrio se pierde si se quita el tapón ya sea del tubo *X* o del tubo *Y*. Sin embargo, cuando la entrada de ambos tubos está cerrada, el sistema permanece en un equilibrio estático; no entra ni sale agua del tanque.

En el tanque que se muestra en la Fig. 12-1 (b), el nivel de agua también permanece constante por un largo período de tiempo; sin embargo, hay un flujo continuo de agua hacia adentro y hacia afuera del tanque. Las partes del sistema están cambiando —definitivamente están en movimiento— pero las características totales permanecen las mismas. Esta es la condición de un equilibrio dinámico.

Nótese que el mantenimiento de este equilibrio dinámico exige un mecanismo de control representado por el flotador, la varilla de conexión y la válvula de salida. Supóngase que la entrada de agua aumenta. El nivel de agua se eleva, elevando, por lo tanto, el flotador. La varilla de conexión entre el flotador y la válvula hace que ésta también se levante, aumentando el tamaño de la abertura de la válvula y permitiendo que haya un flujo mayor de agua hacia afuera. A medida que el volumen de agua que sale aumenta, el nivel de agua desciende, bajando el flotador y, desde luego, la válvula. Esto reduce el tamaño de la abertura de la válvula y el volumen de agua que sale del tanque. El nivel de agua aumenta y el ciclo empieza de nuevo. La situación inversa crea el mismo ciclo con una pequeña diferencia; si la entrada de agua disminuye, el ciclo comienza en el punto en el cual el nivel de agua baja, bajando el flotador.

Es posible tener un sistema en equilibrio dinámico por medio de una fuente de control externa. Por ejemplo, si se coloca una válvula en el tubo de salida *(X)*, una persona podría manejarla de tal manera que se mantuviera constante el nivel de agua.

Pero la característica importante del sistema en la Fig. 12-1 (b) es que la cantidad de agua que se deja escapar se controla por un sistema de mecanismo construido dentro del mismo sistema. En otras palabras, el sistema contiene un control de instrucciones dentro de sí mismo (ver la Fig. 12-2).

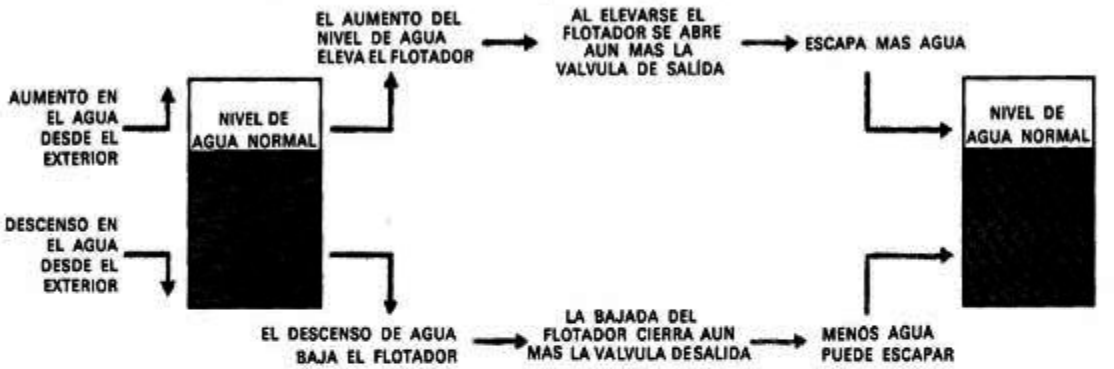


FIG. 12-2. Diagrama esquemático del sistema de auto-control que se muestra en la Fig. 12-1 (b).

El sistema autorregulador que acabamos de examinar tiene un principio análogo a los mecanismos de regulación que operan en los seres vivos. El mantenimiento de un nivel de agua constante en el tanque es similar al mantenimiento del constante nivel de alguna sustancia —por ejemplo, anhídrido carbónico, sal, o glucosa— en los fluidos del cuerpo. El flotador y la varilla de conexión representan los órganos del cuerpo cuya acción se estimula con los cambios en cualquiera de estas sustancias en la sangre.

El estado de equilibrio dinámico en los seres vivos se llama **homeostasis,** y se consigue por medio de mecanismos de autorregulación. La respuesta a un aumento o descenso en la cantidad de alguna sustancia en el cuerpo es característica de todos los sistemas homeostáticos.

12-3 UN SISTEMA DE CONTROL BIOLOGICO SIMPLE: REGULACION DE LA TEMPERATURA

Un buen ejemplo de homeostasis es el método por medio del cual se mantiene constante la temperatura del cuerpo en un animal de sangre caliente.* Los seres humanos exhiben una temperatura corporal relativamente constante de 37° C (98,6° F.). Si se eleva la temperatura del ambiente externo, una región especial del encéfalo, el hipotálamo (Sección 11-10), estimula la transpiración de las glán-

* La temperatura del cuerpo en cualquier animal de sangre caliente nunca varía en más de dos o tres grados a partir de su promedio, a menos que los procesos fisiológicos se alteren demasiado, como en una fiebre. Sin embargo, la temperatura de todos los animales de sangre caliente no es la misma. La del hombre es normalmente 37° C, la de los pollos 40 a 42° C, la de los perros 39° C, la de los caballos 38° C, y la del perezoso 33 a 34° C.

dulas sudoríparas. El hipotálamo está formado por un tejido particularmente sensitivo a los cambios de temperatura de la sangre que pasa por él.

El aumento en la transpiración enfría el cuerpo. Esto se debe al hecho de que las moléculas de agua absorben calor del cuerpo cuando se evaporan de la superficie de la piel. A medida que la temperatura del cuerpo desciende, disminuye la estimulación del hipotálamo. Esto produce una reducción en la velocidad de transpiración.

Como un resultado de este continuo malabarismo, la temperatura del cuerpo vuelve rápidamente a la normalidad, 37° C. Aun a temperaturas normales hay transpiración, pero mucho menos que a temperaturas altas.

Si la temperatura externa desciende por debajo de 37°C., la sangre más fría llega al hipotálamo. El hipotálamo responde reduciendo la cantidad de sudor. Esto reduce la cantidad de calor que el organismo pierde hacia el medio externo. Conservando el calor dentro del cuerpo, el hipotálamo impide que la temperatura de la sangre descienda hasta el nivel críticamente bajo. A medida que la temperatura del cuerpo aumenta debido a esta conservación de calor, las glándulas sudoríparas empiezan a operar de nuevo. Aquí se observa nuevamente el método de balance del mecanismo de este sistema homeostático.

A partir de este ejemplo se originan muchos principios. El primero es que el mecanismo homeostático logra su efecto por modificación de procesos que ocurren continuamente. La transpiración ocurre siempre en el hombre. La cantidad de sudor liberada por las glándulas sudoríparas depende de la cantidad de estímulos que envíe el hipotálamo. Este, a su vez, es modificado por la temperatura de la sangre que alcanza esta porción del encéfalo. Hay una ventaja definitiva en utilizar como base del control homeostático un proceso que ocurre continuamente, pues esto permite una respuesta más inmediata a los cambios en el ambiente. El cuerpo hace continuamente pequeños ajustes en la cantidad de sudor como respuesta a cambios locales del ambiente. Estos pequeños e inmediatos ajustes se hacen posibles porque el mecanismo regulatorio en el hipotálamo simplemente aumenta o disminuye la velocidad de un proceso que ya está operando.

Un segundo principio es que todos los sistemas homeostáticos tienen un **mecanismo de retroacción,** es decir, parte de lo que sale del sistema entra de nuevo en el sistema en la forma de instrucciones, comunicando lo que se debe hacer. Hemos visto que el efecto del sudor es enfriar la sangre cuando ésta se pone en contacto con las regiones periféricas del cuerpo. A medida que esta sangre enfriada regresa a las regiones centrales, una parte de ella pasa a través del hipotálamo. Esta lleva un mensaje y le comunica al hipotálamo que la temperatura de la sangre ha disminuido. El hipotálamo responde disminuyendo los efectos estimuladores sobre las glándulas sudoríparas. Por lo tanto, el proceso de transpiración produce un enfriamiento general de todo el sistema, y reporta la ocurrencia de este enfriamiento al control central por medio del sistema de retroacción.

Se pueden reconocer dos tipos de retroacción en los sistemas autorreguladores. Uno se llama **retroacción positiva** y el otro **retroacción negativa.** La retroacción negativa se demuestra cuando un cambio del sistema en una dirección (por ejemplo, aumento en el sudor), se convierte en un mandato para dirigir este sistema en otra dirección (por ejemplo, disminución en el sudor). En

el control de la temperatura del cuerpo, un aumento en el sudor disminuye la temperatura del cuerpo. Una disminución en la temperatura del cuerpo se convierte en una orden (al hipotálamo) para que se disminuya la cantidad de agua excretada a través de las glándulas sudoríparas. Esto contribuye a un aumento en la temperatura del cuerpo y, por lo tanto, a un aumento en el sudor.

Una retroacción negativa contribuye al mantenimiento de un sistema en equilibrio. La retroacción positiva tiene un efecto opuesto; produce lo que se llama algunas veces un «círculo vicioso». Supongamos que la varilla conectora del flotador (Fig. 12-1 b) se hubiera conectado a la válvula de entrada *(Y)* y no a la válvula de salida. A medida que llega más agua al tanque, y el nivel aumenta, el flotador se elevaría, abriendo aún más la válvula de entrada, produciendo una mayor entrada de agua. Esto, a su vez, elevaría el nivel de agua del flotador, abriendo el tubo de entrada aún más, y así sucesivamente. Si el tubo de entrada tuviera un diámetro mayor que el de salida, el sistema se rebosaría. La retroacción positiva induce un proceso de escape.

A veces la retroacción positiva ocurre cuando se destruye el mecanismo normal de control en el cuerpo. Si la temperatura del cuerpo de un hombre se eleva a más de 42° C (107,6° F) entonces el mecanismo de retroacción negativa se destruye y se reemplaza por una retroacción positiva. Las temperaturas altas traen consigo un aumento en la velocidad metabólica (esto es, reacciones químicas). Esto produce más calor, lo cual eleva la temperatura, y así sucesivamente. El resultado último de este círculo vicioso es la muerte.

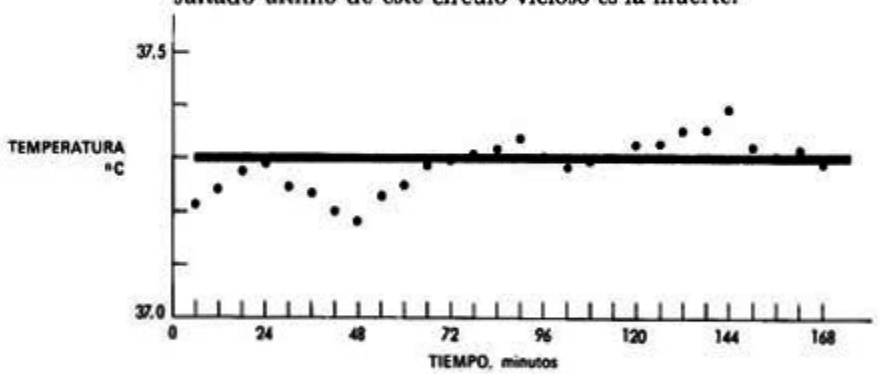


FIG. 12-3. Variaciones normales en la temperatura del cuerpo de un mamífero permaneciendo constante la temperatura del ambiente. Se puede ver que la temperatura fluctúa pero se mantiene un promedio de 37, 3°C.

De lo anteriomente expuesto sobre mecanismos homeostáticos y de retroacción negativa, podemos darnos cuenta de que la estabilidad del sistema no es perfecta y éste, desde luego, es un caso. Por ejemplo, la temperatura del cuerpo de cualquier animal de sangre caliente no permanece perfectamente constante, sino que fluctúa continuamente alrededor de un punto promedio que llamamos «normal» (Fig. 12-3). Esto ocurre aunque la temperatura del ambiente externo sea perfectamente constante. Cada ajuste en una dirección o en otra tiende a sobrepasar la marca. Esto induce la producción de la respuesta alternativa. El resultado de este exceso es una ligera variación de las condiciones en el sistema. Tales fluctuaciones son características de cualquier sistema viviente en equilibrio dinámico.

12-4 CONTROL FISIOLOGICO A UN NIVEL SUPERIOR: VELOCIDAD DE LA RESPIRACION

Es muy común el hecho de que cuando una persona sube corriendo las escaleras, la velocidad de respiración aumenta. Tan pronto se queda quieta, de nuevo esta velocidad comienza a volver a la normalidad. ¿Qué controla este proceso?

Hay una red nerviosa compleja entre los músculos respiratorios del diafragma y la caja torácica, y la médula oblongada, en donde está localizado el centro respiratorio (Sección 10-11). Este centro responde a ciertos cambios en la sangre aumentando o disminuyendo el número de impulsos enviados a los músculos respiratorios. Cuando hacemos ejercicios, se estimula el centro respiratorio y aumenta la descarga de impulsos transmitidos. Cuando descansamos disminuye la estimulación del centro y disminuye el número de impulsos.

TABLA 12-1 CONTENIDO DE ANHIDRIDO CARBONICO EN EL AIRE INSPIRADO EN COMPARACION CON EL VOLUMEN DE AIRE RESPIRADO POR MINUTO

CO_2 EN AIRE INSPIRADO %	VOLUMEN DE AIRE RESPIRADO, cc/minuto *	FRECUENCIA PROMEDIO DE RESPIRACIONES por minuto
0,79	111	14
1,47	137	13
1,52	128	15
1,97	128	13,5
2,02	139	15
2,28	141	15
2,84	191	16
3,07	186	15
3,11	191	15
3,73	196	14
4,84	245	15
5,14	373	19
6,02	631	27

* Normal = 100 cc.

Con los cambios en la actividad del cuerpo, hay cambios en la cantidad de oxígeno utilizado y de anhídrido carbónico liberado por cada célula. Por lo tanto, (Sección 10-12) los cambios en el contenido, ya sea de anhídrido carbónico o de oxígeno de la sangre, parece que son el principal estímulo para el centro respiratorio. En 1905, el fisiólogo británico J. S. Haldane llevó a cabo un experimento para verificar cuál (si fuere alguno) de estos gases era el responsable de la actividad sobre el centro respiratorio. En un grupo de experimentos, Haldane cambió la cantidad de oxígeno del aire inspirado, manteniendo constante la cantidad de anhídrido carbónico. En otro grupo de experimentos hizo a la inversa; varió la cantidad de anhídrido carbónico manteniendo constante el oxígeno. Durante estos experimentos él registró la cantidad de aire inhalado en cada inspiración. Estos datos se muestran en la tabla 12-1 y 12-2.

La tabla 12-1 muestra cómo a medida que aumenta el porcentaje de anhídrido carbónico en el aire inspirado, el volumen de aire inhalado aumenta progresiva-

mente. Comparando esto con la tabla 12-2, podemos ver la diferencia inmediatamente. A medida que la cantidad de oxígeno en el aire inspirado disminuye, no hay un cambio notable en la cantidad total de aire respirado por minuto. Podemos observar, además, que solamente cuando el contenido de oxígeno del aire inspirado se hace muy bajo (entre unos 11 y 6 %), hay un cambio notorio en el volumen de aire respirado. Estos datos muestran, pues, que la cantidad de aire inhalado está gobernada por la cantidad de anhídrido carbónico en la sangre.

TABLA 12-2 CONTENIDO DE OXIGENO EN EL AIRE INSPIRADO EN COMPARACION CON EL VOLUMEN DE AIRE RESPIRADO POR MINUTO

O_2 EN EL AIRE INSPIRADO %	VOLUMEN DE AIRE RESPIRADO cc/minuto	FRECUENCIA PROMEDIO, respiraciones/min.
63,67	98	14
20,93	101	14
16,03	100,5	15
15,82	103	14
15,63	102	15
12,85	102	15
12,78	100	14
11,33	103	16
11,09	103,5	15
6,23	112	18

Observando los datos de la tabla 12-1 se nota un punto adicional interesante. Aunque el volumen de aire inhalado por minuto aumenta a medida que el porcentaje de CO_2 en el aire inspirado aumenta, la frecuencia de respiración permanece bastante constante. Esto indica que la médula debe responder al aumento de CO_2 en la sangre, aumentando primero la *profundidad* de cada inspiración. Las mediciones realizadas muestran que en realidad es así. Como se muestra en la tabla, la *frecuencia* de respiración no comienza a aumentarse sino cuando el porcentaje de anhídrido carbónico en el aire inspirado alcanza un valor de 5. Se puede observar que el aumento en la frecuencia respiratoria, en adición a la profundidad respiratoria, permite que casi el doble de aire entre a los pulmones. Inicialmente, desde luego, el cuerpo responde a pequeños aumentos en las concentraciones de CO_2 en la sangre aumentando solamente la profundidad de la respiración. El aumento en la frecuencia respiratoria se produce únicamente bajo condiciones más extremas.

Ahora volvamos al problema de homeostasis y a la forma en que se aplica al sistema de control respiratorio. Cuando una persona hace ejercicio, sus células musculares liberan anhídrido carbónico en la sangre. El efecto es similar al de respirar aire con un porcentaje de anhídrido carbónico algo más alto que el normal. Parte de la sangre que contiene el anhídrido carbónico pasa a través del centro respiratorio. El centro responde a este estímulo enviando impulsos a los músculos de la caja torácica para aumentar la profundidad de cada inspiración.

Una ventilación más efectiva en los pulmones, aumenta la velocidad con que se toma el oxígeno en el saco alveolar y la velocidad con que se libera el anhídrido carbónico. El sistema ha respondido, entonces, a un aumento de anhídrido carbónico en la sangre brindando un medio de eliminarlo. A medida que la cantidad

de anhídrido carbónico en la sangre disminuye, debido al aumento en el intercambio gaseoso, el centro respiratorio recibe menos estímulos. La profundidad de respiración vuelve a ser normal.

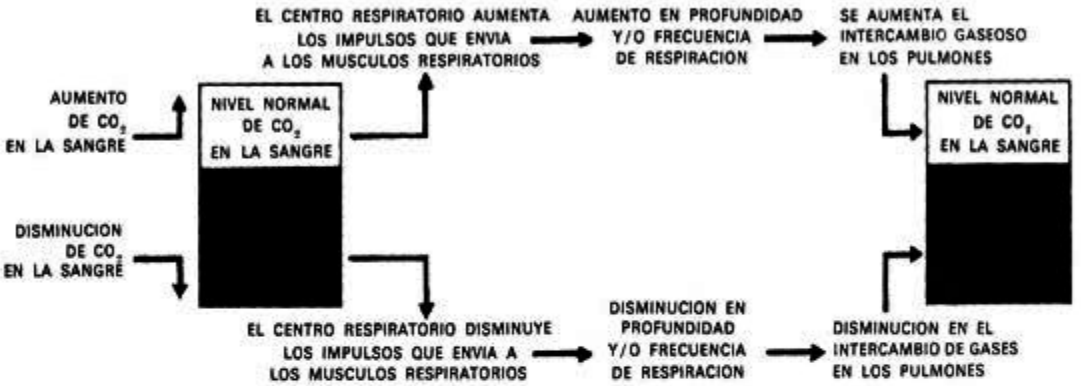


FIG. 12-4. Diagrama de los mecanismos de control homeostático que se llevan a cabo en la regulación del intercambio gaseoso en los mamíferos. El centro respiratorio está localizado en la médula, oblongada, parte del tallo encefálico y éste responde a la cantidad de anhídrido carbónico en la sangre.

El centro respiratorio es, pues, regulador en este sistema homeostático. La retroacción ocurre cuando la sangre pasa a través de este centro. Los cambios en el contenido de anhídrido carbónico en esta sangre, hacen que el centro de control aumente o disminuya los impulsos enviados a los músculos apropiados. En la figura 12-4 se muestra un diagrama de los mecanismos de control respiratorio. La concentración de anhídrido carbónico no es el único factor en la sangre que da señales al centro respiratorio, aunque sí es el más importante. El oxígeno, lo mismo que un aumento en la concentración de iones de hidrógeno también juega un papel en el control. El efecto de estos mecanismos adicionales es proveer un grupo de controles muy sensibles para regular el proceso de la respiración.

12-5 UN SISTEMA HOMEOSTATICO QUE RELACIONA MUCHOS ORGANOS: LA REGULACION DEL AZUCAR EN LA SANGRE

Para que todas las células funcionen apropiadamente, es importante que la glucosa sanguínea se mantenga en un nivel constante. Esto es aún más cierto cuando se trata de las células del encéfalo. Un gran número de órganos están encargados de mantener la glucosa de la sangre en un nivel constante. Estos órganos incluyen el hígado, el páncreas, la porción medular de la glándula suprarrenal y el hipotálamo. El hipotálamo es especialmente sensitivo a cambios en el nivel de la glucosa en la sangre y sirve como un centro regulador principal.

Cuando se toma el alimento, entran grandes cantidades de glucosa a la sangre a través de la vena porta, la cual va del intestino delgado al hígado. Las células del hígado metabolizan la glucosa a glicógeno, que es entonces almacenado. Para

mantener constante el nivel del azúcar sanguíneo, el hígado libera pequeñas cantidades de glucosa en la vena hepática, que va del hígado al corazón a través de la vena cava. ¿Qué es lo que «le dice» al hígado sobre la cantidad de glucosa que debe enviar a la sangre? ¿Qué mecanismos de control están envueltos?

Las moléculas de glucosa en la sangre tienen un efecto sobre dos partes de este sistema de control. Un órgano es el páncreas, más específicamente, las células de los islotes Langerhans, localizados en el páncreas. La presencia de glucosa en la sangre que fluye a través de estas células, las estimula para la secreción de la insulina. Esta hormona, liberada en la sangre, se lleva a todas las partes del cuerpo. El mayor efecto de la insulina es disminuir la cantidad de glucosa en la sangre. Se piensa que lo efectúa actuando sobre las membranas celulares, permitiendo así que más moléculas de glucosa entren a las células del cuerpo*.

Las moléculas de glucosa en la sangre también actúan sobre el mismo hipotálamo. Un aumento en la glucosa de la sangre estimula al hipotálamo para que envíe mensajes inhibitorios al hígado. Debido a esto, el hígado disminuye la cantidad de glucosa que libera en la vena hepática. Por otra parte, si el nivel de azúcar sanguíneo empieza a bajar por debajo de lo normal, la médula envía señales al hígado para que libere más glucosa. De este modo, hay dos sistemas de operación teniendo cada uno de ellos una central de control diferente—la médula oblongada y los islotes de Langerhans—. Sin embargo, ambos centros son estimulados por el mismo mecanismo de retroacción—la cantidad de glucosa en la sangre.

Hay todavía un tercer mecanismo que ayuda a regular el nivel de glucosa en la sangre durante los períodos de tensión o ejercicio fuerte. Supóngase que se está haciendo un trabajo extenuante. Las células del cuerpo están usando una gran cantidad de glucosa. El nivel de glucosa en la sangre comienza a descender; el hígado no puede liberar glucosa a la velocidad que es oxidada en los tejidos. Ahora el hipotálamo entra en acción. Estimula la médula o porción central de la glándula suprarrenal para producir la hormona epinefrina (Secciones 11-9 y 11-13). La epinefrina va al torrente circulatorio, en donde tiene una gran variedad de efectos fisiológicos. Uno de estos efectos es activar ciertas enzimas en las células del hígado, que dan como resultado un aumento en la velocidad de conversión de glicógeno en glucosa. Como consecuencia, una cantidad mayor de glucosa pasa del hígado hacia el torrente circulatorio.

Aparentemente el cuerpo hace lo imposible para asegurarse de que el nivel de azúcar permanece constante en la sangre. Casi todas las células del cuerpo pueden soportar niveles bajos de glucosa en la sangre por un período de tiempo corto; los músculos pueden tolerar niveles bajos de glucosa por muchas horas. Pero cuando el nivel de glucosa baja por debajo de un valor crítico, las células del encéfalo no pueden soportarlo sino por muy pocos minutos. Los diversos mecanismos de control concentrados en el hipotálamo y en el páncreas impiden que se llegue alguna vez a este nivel tan bajo.

---

* La evidencia experimental indica que cuando se inyecta la insulina en la corriente sanguínea de un animal experimental la cantidad de glucosa en la sangre disminuye, mientras que la de los tejidos se aumenta.

12-6 MECANISMOS BIOQUIMICOS DE CONTROL

La velocidad con que ocurren las reacciones bioquímicas, es de gran importancia para el mantenimiento de una reserva constante en las numerosas moléculas en la sangre y, por lo tanto, indirectamente, en las células que ésta irriga. Para que la síntesis de proteínas proceda a una velocidad normal, por ejemplo, la cantidad de aminoácidos en la célula debe permanecer a un cierto nivel. ¿Qué factores controlan la velocidad de estas reacciones?

Un factor es un simple principio químico conocido como la **ley de la acción de masas.** La mayoría de las reacciones bioquímicas ocurren en una serie de pasos, cada uno de los cuales es, generalmente, reversible. La ley de la acción de masas dice que a una temperatura dada, la velocidad de una reacción química es directamente proporcional a la concentración de las sustancias reaccionantes. En una reacción reversible, esto se refiere a las sustancias a ambos lados de la ecuación química. Por lo tanto, a medida que los productos finales de una serie de reacciones químicas se acumula, se tenderá a cambiar la dirección de la reacción hacia la izquierda, es decir, hacia las sustancias reaccionantes.

Considere la siguiente reacción, en la cual el reaccionante original *A*, a lo largo de una serie de pasos intermedios que envuelven los compuestos *B* y *C*, se convierte en un producto final *D*:

$$A \rightleftharpoons B \rightleftharpoons C \rightleftharpoons D \text{ (PRODUCTO FINAL).}$$

La acumulación de *D* en la célula tenderá a aumentar la velocidad con que ocurre la reacción inversa. Si en la célula hay más *D* que *A*, la reacción se dirigirá hacia la izquierda. En cambio si hay más *A* que *D*, la reacción se dirigirá más hacia la derecha. El equilibrio se mantiene mediante este mecanismo de control, construido dentro de la misma estructura. En este estado de equilibrio *D* se forma a la misma velocidad con la que se utiliza.

Algunas reacciones dentro de los sistemas vivientes son controladas más específica y delicadamente aún. El aminoácido treonina, por ejemplo, se convierte en isoleucina mediante una serie de tres o cuatro reacciones. Uno de los pasos de esta reacción incluye la producción del ácido-alfa-cetoglutárico. Todas estas reacciones son reversibles y todas están catalizadas por enzimas específicas. La reacción se puede representar así:

$$\text{TREONINA} \xrightarrow{\text{Treonina deaminasa}} \underset{\text{A}}{\text{INTERMEDIARIO}} \xrightarrow{\text{Enzima } a} \underset{\text{B}}{\text{INTERMEDIARIO}} \xrightarrow{\text{Enzima } b}$$

$$\text{ACIDO } \alpha \text{ CETOGLUTARICO} \xrightarrow{\text{Enzima } c} \text{ISOLEUCINA}$$

A medida que la reacción progresa de izquierda a derecha, se acumula la isoleucina y la velocidad de la reacción comienza a disminuir. Si se tuviera en cuenta en esta disminución sólo la acción de masas, esperaríamos que la concentración de un producto intermedio aumentara a medida que se obtuviera el equilibrio,

pero esto no es lo que ocurre. Se han realizado muchos trabajos para estudiar esta reacción y otras similares, y se ha obtenido por lo menos una respuesta parcial.

Se piensa que la isoleucina, por su estructura molecular especial, actúa como un inhibidor competitivo (es decir, como un «veneno») para la enzima treonina deaminasa. Nótese que la treonina deaminasa es la enzima que actúa en el primer paso de la serie. La isoleucina *compite* con la treonina por los sitios activos en esta enzima. Por lo tanto, cuanto más moléculas de isoleucina haya en el medio celular, más moléculas de treonina deaminasa estarán impedidas temporalmente de actuar. Recuérdese que los inhibidores competitivos no destruyen una enzima; solamente bloquean sus sitios activos por un período de tiempo corto.

Al actuar como un inhibidor competitivo, la isoleucina regula su propia velocidad de producción en la célula. La cantidad de isoleucina en el citoplasma actúa entonces en la forma de un mecanismo de retroacción negativa. Es interesante notar que su punto de acción es la enzima que cataliza el *primer paso* en la serie de reacciones. No se sabe por qué el sitio de inhibición debe estar en esta enzima en lugar de estar en otra parte. Sin embargo, parece ser una característica de todos los sistemas bioquímicos que se controlan ellos mismos por medio de una retroacción negativa.

12-7 CONCLUSION

En este capítulo se ha discutido el principio de homeostasis y las maneras como se mantiene. Hemos visto que los mecanismos de control construidos dentro de la misma estructura siempre envuelven alguna forma de retroacción. Todos los mecanismos de control fisiológico envuelven retroacción negativa.

Los controles homeostáticos se encuentran en todos los sistemas del cuerpo. Las glándulas endocrinas, por ejemplo, funcionan respondiendo todas a cantidades de ciertas sustancias en la sangre, lo mismo que a controles nerviosos. El riñón tiene métodos precisos de acción para controlar los niveles sanguíneos de agua, de varias sales, azúcares, aminoácidos y otros. Desde luego, los mecanismos homeostáticos regulan todas las vías mediante las cuales los organismos se adaptan a una variedad de condiciones externas.

La homeostasis se puede observar aun en poblaciones de organismos. En el Capítulo 18, por ejemplo, veremos que el tamaño de cualquier población natural se mantiene constante por la disponibilidad de alimentos y el número de depredadores. Un aumento en el tamaño de la población, automáticamente aumentará la competencia entre sus miembros y al mismo tiempo favorecerá el aumento en el número de depredadores al brindarles una mayor cantidad de alimentos. Este es otro ejemplo de retroacción negativa.

Aparentemente, la homeostasis (controles construidos dentro de la misma estructura) es característica de la vida desde el nivel molecular hasta el nivel de las poblaciones. Todos los mecanismos homeostáticos están involucrados en el sostenimiento de un sistema en equilibrio ya sea en el número de organismos en una población, o en los tipos de moléculas dentro de las células y fluidos del cuerpo, la constancia es lo que caracteriza al mundo viviente.

EJERCICIOS

1. ¿Qué significa el término «homeostasis»? ¿A qué aspectos de los organismos vivientes se aplica?

2. Dé algunos ejemplos de mecanismos homeostáticos en los organismos. ¿Se encuentran estos mecanismos en todos los organismos o solamente en algunos?

3. ¿Qué es retroacción *positiva* y *negativa*? Descríbalos teniendo en cuenta lo siguiente:
   a) Regulación de la temperatura en animales de sangre caliente.
   b) Regulación de la velocidad respiratoria.
   c) Regulación del contenido de azúcar en la sangre.

4. ¿Cuáles son los *dos* mecanismos de retroacción relacionados con la regulación del azúcar sanguíneo? ¿Cómo funcionan?

5. Utilizando el diagrama de la Fig. 12-2 o de la Fig. 12-4 como un modelo, haga diagramas esquemáticos que muestren los controles homeóstáticos de retroacción para:
   a) El sistema de control bioquímico discutido en la Sección 12-6.
   b) El control de nivel de azúcar sanguíneo discutido en la Sección 12-5.

6. En 1858, Claude Bernard expuso el concepto de que la mayor función de todos los procesos fisiológicos es mantener constante el medio interno. ¿Por qué es tan importante mantener constante el medio interno? Formule una hipótesis que explique cómo los mecanismos homeostáticos (como por ejemplo, el relacionado con la regulación de la respiración), podrían haber evolucionado por selección natural.

7. La glándula pituitaria es una pequeña estructura localizada en la base del cráneo. Se llama la glándula «maestra» del sistema endocrino (que secreta hormonas) porque produce un gran número de hormonas específicas que afectan otras glándulas localizadas por todo el cuerpo. Una hormona secretada por la pituitaria se conoce como HACT. (Hormona adrenocorticotrófica); ésta estimula la región cortical de la glándula suprarrenal para producir adrenalina (esto es, epinefrina), la cual, a su vez, aumenta los procesos metabólicos. Sin embargo, la presencia de adrenalina en la sangre tiene un efecto inhibidor sobre la glándula pituitaria, que disminuye la liberación de HACT. Teniendo en cuenta esta situación, discuta las siguientes preguntas:
   a) ¿Desde qué punto de vista consideraría Ud. este mecanismo como un ejemplo de control homeostático?
   b) ¿Qué proceso en el sistema antes descrito representa un sistema de retroacción negativa?

LECTURAS SUGERIDAS

«The Life-Giving Balancing Act.» Parte V de la serie de la revista *Life*, «The Human Body.» 8 de noviembre de 1963. Este artículo revisa un gran número de mecanismos de control homeostático en el cuerpo: el mantenimiento de niveles de CO^2 en la sangre, el balance de azúcar, los riñones, la piel, el control de temperatura, la respuesta al miedo. Hay también una discusión sobre cómo se puede destruir estos mecanismos. Bien escrito y con ilustraciones muy interesantes.

Cannon, W. B., *The Wisdom of the Body* (New York: W. W. Norton, 1960). Esta es una nueva edición del trabajo de Cannon en 1939, en la cual él acuñó el término «homeostasis» y discutió los tipos de mecanismos reguladores encontrados en el cuerpo. Una de las personas importantes en aceptar la doctrina de Bernard sobre el medio interno constante y aplicarlas a sus estudios fisiológicos.

OLMSTED, J.M.D. y E.H. OLMSTED, *Claude Bernard and the Experimental Method in Medicine* (New York: Collier Books, 1952). Una buena discusión de Bernard con énfasis especial en sus trabajos experimentales.

RUCH, THEODORE y JOHN F. FULTON, *Medical Physiology and Biophysics* (Philadelphia: W.B. Saunders & Co., 1960).

CAPITULO 13

LA REPRODUCCION CELULAR

13-1 INTRODUCCION

Puesto que en la mayoría de los organismos vivientes la célula es una unidad tanto de estructura como de función, no es sorprendente que una buena parte de la ciencia biológica esté dedicada a ella. En ningún área biológica es esto tan cierto como en la de reproducción, pues al fin y al cabo, la reproducción de todos los organismos celulares tiene que ser un proceso celular. En plantas o animales que se reproducen asexualmente, por fisión, la reproducción celular es un sinónimo de la reproducción del individuo. Para los organismos que se reproducen sexualmente, la producción de gametos que se unen durante la fertilización es en sí misma el resultado de un tipo especial de reproducción celular. Directamente relacionados con la reproducción están el fenómeno biológico de la herencia y el desarrollo embriológico, ninguno de los cuales se puede entender sin un conocimiento acerca de la reproducción celular. En este capítulo, pues, se dirigirá nuestra atención hacia la reproducción celular: primero, hacia los mecanismos mediante los cuales se realiza; segundo, hacia algunas preguntas que se originan de estos mecanismos, y tercero, hacia su función en la producción de gametos.

13-2 DIVISION CELULAR: ALGUNOS PROBLEMAS DE ESTUDIO

La primera publicación científica que describió el mecanismo de la división celular, apareció a fines del siglo XIX. Desde entonces, se han publicado muchos trabajos sobre este tópico. Como era de esperar, el progreso logrado en la descripción adecuada de lo que pasaba dentro de la célula cuando se dividía, iba mano a mano con los adelantos de las técnicas e instrumentos utilizados por los investigadores interesados en el problema.

Muchas de las primeras investigaciones en reproducción celular estaban basadas en la obtención de secciones, tinción y examen microscópico de las células en división (ver la placa fotográfica a color III). Desafortunadamente, las células seccionadas no se dividen. Más aún, muchos de los colorantes más frecuentemente utilizados reaccionan químicamente con ciertas sustancias en la célula y, en consecuencia, cambian su naturaleza. De aquí que en el estudio de la reproducción celular, los biólogos han estado sujetos a un «principio de incertidumbre», ¡debido a que las técnicas necesarias para estudiar los fenómenos y las condiciones bajo las cuales ocurren se han cambiado hasta el punto de ser incompatibles con los fenómenos mismos! El problema se ha solucionado sólo parcialmente con el uso de la fotografía de intervalo, que ha permitido a los biólogos, en muy pocos minutos de observación, captar uno tras otro los procesos de división celular, que a veces requieren muchas horas para poder ser vistos.

Las técnicas citadas hacen evidente que la división celular es un proceso dinámico y no estático. Aunque nuestra descripción del proceso se enfocará sobre ciertas fases definidas a través de las cuales pasan las células durante los procesos de división, es importante tener en cuenta que la división celular es un proceso dinámico y continuo y que pasa progresivamente de una fase a otra.

13-3 MITOSIS

La mitosis es una serie de cambios por medio de los cuales el núcleo de una célula se convierte en dos. Esta simple definición muestra la mitosis como un proceso nuclear, relacionado principalmente con la duplicación y la distribución igual de cromosomas en las células hijas. Por esto, los cambios que ocurren en el citoplasma celular durante la mitosis (**citoquinesis**) no son directamente una parte del proceso mitótico (aunque pueden ocurrir simultáneamente con él).

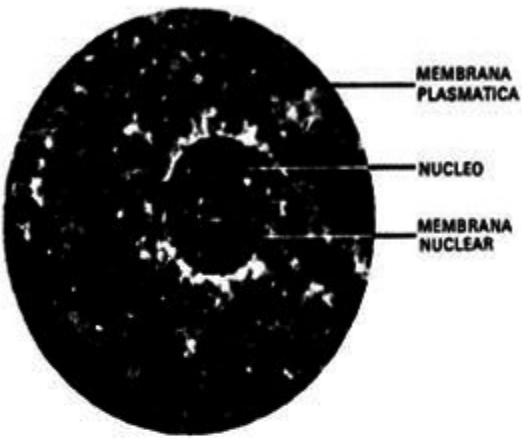
No todas las células sufren mitosis. El glóbulo rojo de un mamífero, que no tiene núcleo, no se divide ni tampoco lo puede hacer una célula altamente especializada, como es la neurona. Por otra parte, algunas células sufren mitosis muy a menudo. En organismos multicelulares, estas células se encuentran generalmente en las regiones de crecimiento, como son la punta de la raíz en las plantas o un embrión en desarrollo.

De las cinco fases principales de mitosis, la más larga es la **interfase.** Como su nombre lo indica, la interfase incluye el período entre una división celular y la siguiente. Teniendo en cuenta esto, la interfase se ha asociado con un «período de descanso». Este término es completamente inadecuado, pues como se verá más tarde, una célula en interfase está en realidad en un período de mucha actividad.

La célula que se muestra en la Fig. 13-1 está en interfase*. El núcleo y la membrana nuclear se pueden distinguir fácilmente. Sin embargo, los cromosomas no se ven, porque el material cromosómico está esparcido por el núcleo en la forma

* Para simplificar, en vista del papel incierto que juegan en el proceso, hemos preferido ignorar la acción de los centriolos durante la mitosis. En la Sección 13-4 se encontrará una discusión sobre algunas hipótesis de actualidad en relación con su función.

de un hilo delgado «invisible». Los cromosomas se hacen visibles solamente cuando los hilos se comienzan a condensar en forma de espirales compactos. Cuando ocurre esto, la célula entra en **profase** (Fig. 13-2).



INTERFASE

FIG. 13-1. (Cortesía de Unitron Instrument Company, Newton Highlands, Mass.)

La profase comienza entonces con la condensación de material cromosómico en cromosomas. La membrana nuclear también desaparece, y con mayor aumento, los cromosomas se ven como si fueran dobles; el número de cromosomas es dos veces el número que se encuentra en las células normales. Si esto no fuera así, al distribuirse igualmente entre las células hijas, éstas tendrían solamente la mitad del número de cromosomas que se encuentran en las células madres de las cuales se originarion. El resultado final de una serie de divisiones como ésta, en cada una de las cuales el número de cromosomas se reduce a la mitad, es obvio.

Durante la profase se observa además la formación de unas prolongaciones fibrosas que se extienden desde los **asteres** hasta el punto medio, o placa ecuatorial de la célula.

PROFASE TEMPRANA PROFASE MEDIA PROFASE TARDIA

FIG. 13-2. (Cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago.)

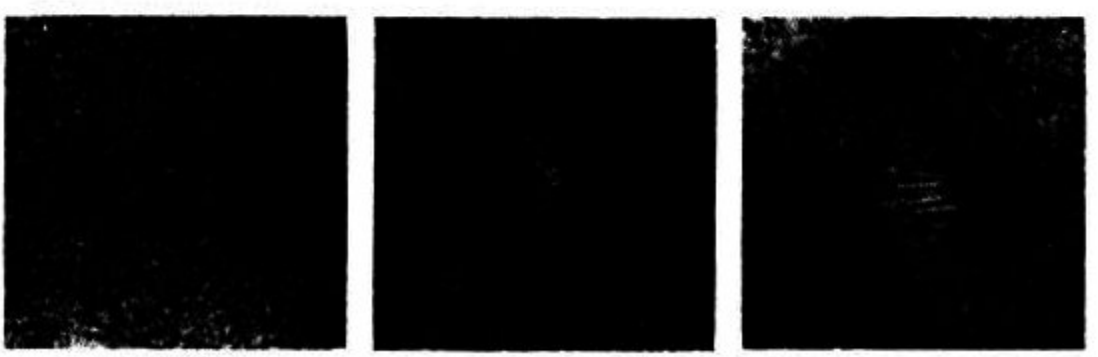
Estas prolongaciones se llaman **fibras del huso.** La orientación de las fibras del huso establece la dirección en la cual se van a mover los cromosomas más tarde, lo mismo que la región por donde la célula, finalmente, va a dividirse en dos.

La **metafase,** la siguiente fase mitótica, se caracteriza por el alineamiento de los cromosomas a lo largo de la placa ecuatorial de la célula, como se puede ver en la Fig. 13-3. En la fotografía de la izquierda, la célula se ha seccionado a lo largo de su eje polar como en las fotografías de profase. En la fotografía de la derecha, sin embargo, la célula se seccionó en ángulo recto al eje polar. Por lo tanto, los polos y el aster no se ven y la organización de los cromosomas en el ecuador se observa que en realidad tienen una forma circular en lugar de lineal, que sería la deducción lógica si se viera solamente la foto de la izquierda.

METAFASE

FIG. 13-3. (Cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago.)

La **anafase** sigue a la metafase. La anafase se caracteriza por el movimiento de los cromosomas a lo largo de las direcciones establecidas por las fibras del huso; la mitad de ellos va hacia un polo y la otra mitad hacia el otro (Fig. 13-4).



ANAFASE TEMPRANA ANAFASE MEDIA ANAFASE TARDIA

FIG. 13-4. (Cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago).

Durante la **telofase,** la célula se constriñe por todos sus lados hasta que se forman dos células hijas (Fig. 13-5). Durante la telofase tardía, se reforma una membrana nuclear y la célula generalmente vuelve al estado de interfase.

TELOFASE

FIG. 13-5. (Cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago.)

Las diferencias que se encuentran entre las mitosis que ocurren en células animales (esencialmente como se ha descrito) y el mismo proceso en las células vegetales, se deben más que todo, a diferencias anatómicas entre los dos tipos de células. Las diferencias más notables se encuentran durante la telofase. Debido a que la célula vegetal está generalmente rodeada por una pared celular de celulosa no viviente, no puede formarse un estrechamiento. En lugar de esto, se forma una **placa celular,** en cuyo sitio se va a sintetizar un nuevo tabique de celulosa entre las dos células hijas.

Las cinco fases de mitosis bajo ningún punto tienen una duración igual. Por ejemplo, a una temperatura dada, una célula de tejido meristemático en la punta de la raíz de una planta de guisante, se divide en aproximadamente 1.529 minutos (25 y ½ horas). De este tiempo, 1.356 minutos se gastan en interfase, 126 en profase, 24 en metafase, solamente 5 en anafase y 22 en telofase (Fig. 13-6). A una temperatura superior el tiempo total empleado en el proceso de mitosis por una célula

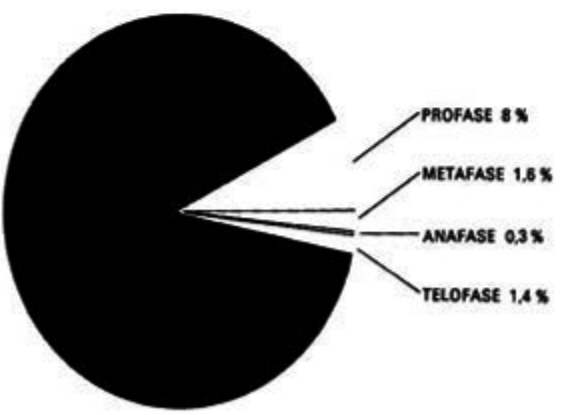


FIG. 13-6. Diagrama del porcentaje de tiempo que se emplea en cada fase de mitosis en una célula de tejido meristemático de la punta de la raíz de una planta de guisante.

similar, es mucho más corto (952 minutos); sin embargo, el tiempo de duración de cada fase es proporcional al que se emplea a una temperatura inferior.

Las células animales muestran una variación similar en cuanto al tiempo que se emplea para cada fase. Una célula de tejido conjuntivo humano emplea 18 horas en el proceso de mitosis. Sin embargo, el tiempo entre el comienzo de la profase y el final de la telofase es de sólo 45 minutos. Esto indica que la célula emplea más de 17 de las 18 horas en la interfase, preparándose para la división.

Como se podría predecir, las células, cuya principal función es la división emplean menos tiempo en la interfase que otras células. Ciertas células del embrión de saltamontes, por ejemplo, completan la mitosis en 208 minutos (a 38° C.). De este tiempo, 27 minutos se emplean en interfase, 102 en profase, 13 en metafase, 9 en anafase y 37 en telofase. Como demuestran estas cifras, las células sufren las fases más cinéticamente activas de mitosis en un período de tiempo relativamente corto. Esto significa que una gran cantidad de energía se emplea por unidad de tiempo en las células que se dividen activamente. Como se predeciría, la velocidad respiratoria de estos tejidos, como es el meristemático en las plantas o las células de embriones animales en crecimiento, es alta en comparación con la de células que se dividen menos activamente.

Por lo menos una vez en su período de vida, la mayoría de las células poseen el poder de pasar por mitosis. Generalmente, sin embargo, también tienen algún mecanismo interno que periódicamente (o permanentemente) las hace suspender la división. Ocasionalmente, se origina una célula que parece haber perdido este mecanismo de regulación. Cuando esta célula se divide, pasa a sus descendientes su falta de control en la división. Estas son las células cancerosas. Tales células se dividen desordenadamente, de una manera caótica, sin ritmo ni razón. A menudo entran en una fase de mitosis sin haber completado la anterior. Al dividirse en esta forma desorganizada, las células cancerosas necesitan grandes cantidades de energía y, en consecuencia, roban a las células sanas los nutrientes que necesitan. Más aún, dividiéndose tan rápidamente, las células de cáncer no pueden llevar a cabo las funciones corporales regulares que se les ha asignado. Si se dejan sin control, finalmente causan la muerte del organismo que las posee.

13-4 MITOSIS: ALGUNOS PROBLEMAS

Las primeras investigaciones sobre mitosis fueron, en general, limitadas necesariamente a la observación. No se habían desarrollado todavía instrumentos y técnicas para poder maniobrar en el delicado interior de las células en división. Desde luego, es posible formular hipótesis en base a las observaciones sin que haya habido experimentación. Más aún, las observaciones pueden servir también como una prueba para una hipótesis. Por ejemplo, se puede formular la hipótesis de que los cromosomas están adheridos a las fibras del huso por medio de sus centrómeros y que durante la anafase, son halados o empujados como marionetas hacia los polos opuestos. Esta hipótesis está apoyada por observaciones que indican que cada centrómero de los cromosomas parece seguir un camino establecido por la fibra del huso, y que los extremos de los cromosomas parecen seguir detrás del

centrómero. Nótese, sin embargo, que estas mismas observaciones podrían haber servido de origen a la hipótesis bajo consideración, en lugar de servir de prueba de ella. Por lo tanto, como en el caso del «huevo y la gallina», muchas veces es difícil decidir sobre cuál fue primero si la hipótesis o la observación que al apoya.

Es obvio que en algún tiempo durante la mitosis, se debe duplicar el material genético del cromosoma. De otra manera, como se ha dicho al principio, cada célula hija recibiría solamente la mitad del material genético. Indicaciones de la duplicación genética se descubren primero durante la profase, cuando son visibles los cromosomas dobles. Por consiguiente, es lógico formular una hipótesis que diga que la duplicación genética ocurre ya sea durante la primera parte de la profase o durante la última fase de la interfase. Escogiendo la primera posibilidad, podríamos razonar en la siguiente forma:

Hipótesis: *Si...* la duplicación genética ocurre durante la profase temprana,...
Predicción: *entonces...* la asimilación de un compuesto marcado radioactivamente y específico para la estructura genética debe ocurrir durante la profase temprana.

Los experimentos no confirman la predicción. En lugar de esto, el compuesto radioactivo nunca forma parte del material genético a menos que sea administrado en un período crucial durante la interfase. Es evidente que este período crucial debe ser el tiempo durante el cual se lleva a cabo la duplicación genética.

El papel del centriolo en la división celular presenta otro problema. Los centriolos tienen una actividad considerable durante la mitosis; en células animales la producción de centriolos es uno de los prerrequisitos para la división. Se ha creído que los centriolos pueden representar algún papel en la síntesis de las fibras del huso. En relación con esta hipótesis, es muy significativo el hecho de haberse encontrado estructuras en forma de centriolo tanto en la base de cilias como de flagelos, los cuales son estructuras en forma de fibras. Una objeción sería a esta hipótesis es el hecho de que no se han descubierto centriolos en las células de plantas superiores, y a pesar de esto las plantas pueden formar las fibras del huso y dividirse perfectamente. Algunos investigadores, sin embargo, opinan que las partículas aquivalentes a los centriolos tienen que encontrarse algún día en las células vegetales.

¿Cómo se proporciona la energía para que funcione la maquinaria de la mitosis? El ATP es un candidato muy posible; no hay razón suficiente para suponer que la célula use otro medio menos generalizado para obtener energía para la mitosis. Una hipótesis que propone al ATP como el principal combustible para la mitosis pronosticaría la presencia de una enzima activa en el aparato mitótico capaz de descomponer ATP. Esta enzima se ha encontrado. A pesar de que este descubrimiento apoya definitivamente la hipótesis del ATP, bajo ningún punto provee una prueba definitiva de su certeza.

Surge otro problema relacionado con el movimiento de los cromosomas en la anafase. La presencia del centrómero parece ser esencial para que el movimiento se lleve a cabo (Fig. 13-7), pero la causa del movimiento de los cromosomas a lo largo de las fibras del huso no se ha explicado adecuadamente. Recordando el mecanismo de la contracción de la fibra muscular que utiliza ATP (Capítulo lo XI) se ha llegado a la tentadora hipótesis de que la contracción de una fibra del

huso puede halar el cromosoma de la célula desde el ecuador hasta los polos. Ciertas observaciones, sin embargo, contradicen esta hipótesis. Por ejemplo, no se ve ningún acortamiento o engrosamiento de las fibras del huso, como se podría predecir si en realidad las fibras se contrajeran.

Hace varios años se descubrió que la aplicación de un material químico, la colchicina, bloquea la organización de las fibras del huso. La colchicina no interfiere, sin embargo, con la condensación de los cromosomas. Como pronosticaría la hipótesis que propone que las fibras del huso son responsables de la separación de los cromosomas en la anafase, los cromosomas no se separan. Por eso, cuando la membrana nuclear se forma nuevamente, encierra un grupo doble de cromosomas. Se dice que este núcleo muestra **poliploidia.** Si la célula se separa del medio que contiene colchicina, las otras divisiones mitóticas progresan normalmente. Todas las células hijas, sin embargo, tienen un grupo múltiple de cromosomas. Como los cromosomas llevan el material genético nuclear, las propiedades del organismo poliploide se alteran bastante. Ocasionalmente, estas alteraciones son bastante favorables; muchas de las variedades de flores que los criadores de plantas venden a los jardineros son poliploides. Más aún, la ocurrencia ocasional de poliploides en la naturaleza ha jugado un papel importante en la evolución de varios grupos de plantas.

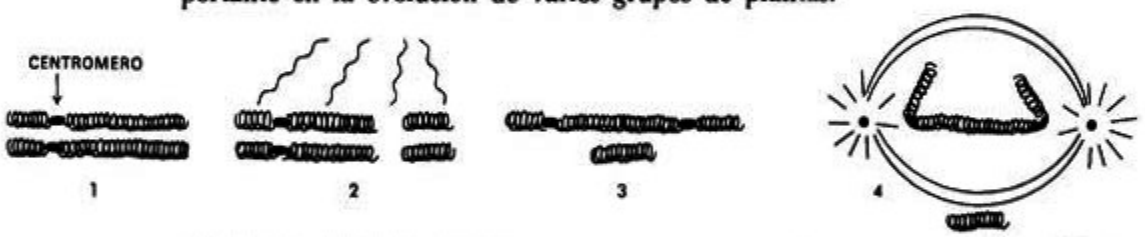


FIG. 13-7. La hipótesis que propone que la presencia del centrómero en los cromosomas es indispensable para el movimiento de los cromosomas en la anafase se puede verificar por el experimento diagramado en la figura. Si se exponen los cromosomas normales (1) a radiaciones ionizantes, se puede romper (2). Las terminaciones rotas de los cromosomas siempre se vuelven a unir, pero pueden hacerlo de varias maneras. Ocasionalmente, algunos segmentos de cromosomas se quedan sin centrómero (3). La hipótesis pronostica que el pedazo sin centrómero no se moverá en la anafase, mientras que el pedazo con dos centrómeros será estirado hacia los dos polos opuestos (4). La hipótesis tiene apoyo experimental.

Hemos dicho que no hay una hipótesis satisfactoria para explicar el fenómeno de los movimientos de los cromosomas en la anafase. Tampoco hay aún ninguna explicación satisfactoria sobre la causa de la constricción celular durante la telofase. Que el aparato mitótico (que consiste en su mayor parte de fibras del huso) puede jugar algún papel, es evidente, puesto que si éste se elimina de la célula mucho antes del tiempo en que debe ocurrir la división del cuerpo celular, la división no se realiza. Sin embargo, si la misma operación se lleva a cabo inmediatamente antes de la división, cuando los cromosomas se mueven hacia los polos, no tiene ningún efecto; pero la división de la célula sí se realiza. Esta observación podría indicar que el control de la división de la célula se transfiere del aparato mitótico a los cromosomas durante la anafase. Sin embargo, hay pruebas en contra de esta hipótesis, pues al separar los cromosomas no se afecta la división de la célula, la cual puede ocurrir normalmente sin ellos.

Es evidente, desde luego, que la mitosis, a pesar de los detalles con que se ha

descrito, está todavía muy lejos de ser un fenómeno completamente claro. Aun así, el problema es tal, que estimula intelectualmente y continuará recibiendo atención sin lugar a dudas. Cuando se recuerda que el cáncer es simplemente una mitosis no controlada, la solución al problema se torna aún más significativa.

13-5 LA DIVISION REDUCCIONAL: MEIOSIS

Con ciertas excepciones, el número de cromosomas en las células del cuerpo de un organismo es constante de una célula a otra. Así, por ejemplo, cada célula del cuerpo de un hongo de las setas tiene cuatro cromosomas; el del árbol del olmo, 56, y el del tallo de la caña de azúcar, 80. En un gusano de tierra, cada célula corporal tiene 32 cromosomas; en una rana mugidora, 26; en un pollo, 18; en el hombre, 46. Por razón de la duplicación de cromosomas que ocurre durante la mitosis, cada célula hija está segura de recibir un juego completo de cromosomas cuando se completa cada división.

Cada organismo multicelular es el resultado de millones de divisiones mitóticas. Comenzando con la primera división del huevo fertilizado. Tomemos al hombre como un ejemplo: el huevo fertilizado contiene 46 cromosomas, de los cuales el huevo contribuye con 23 y el espermatozoide con 23. De este modo, una mitad de los 46 cromosomas son descendientes duplicados de los cromosomas de la madre (**maternos**) y la otra mitad, descendientes de los del padre (**paternos**). Por lo tanto, se describen más apropiadamente como 23 pares de **cromosomas homólogos.** Cada par lleva factores hereditarios que influyen sobre un carácter específico, como el color de los ojos, del cabello. Un miembro del par homólogo de cromosomas lleva factores maternos para esta característica, y el otro lleva los factores paternos. Los números de cromosomas dados para el hombre y para los otros organismos que se mencionaron anteriormente, son entonces dobles (**diploide** o $2n$). Los gametos de estos organismos, sin embargo, no pueden tener un número diploide de cromosomas. Si ellos lo tuvieren, la unión en la fertilización resultaría en un tetraploide (o $4n$]. En cada subsiguiente generación, el número de cromosomas aumentaría geométricamente. Obviamente, esto no puede ocurrir. En vez de esto, cada gameto contiene un número **haploide** de cromosomas (o n]. Por tanto, en un perro con un número diploide de 56, un espermatozoide y un huevo contendrán cada uno 28 cromosomas; en un caballo con un número diploide de 60, un espermatozoide y un huevo contendrá cada uno 30 cromosomas, y así sucesivamente.

FIG. 13-8. El ciclo de vida, en función de mitosis y meiosis, de un organismo que se reproduce sexualmente. El sinnúmero de divisiones celulares que se realizan durante el desarrollo embriológico y más tarde durante el crecimiento, son divisiones mitóticas.

El proceso de división celular por medio del cual el espermatozoide y el óvulo reciben solamente un número haploide de cromosomas, se conoce como **meiosis.** Este proceso tiene lugar durante la formación de gametos (**gametogénesis** —llamada **espermatogénesis** en el macho y **ovogénesis** en la hembra). El ciclo de vida de un organismo que se reproduce sexualmente, se muestra, en relación con la meiosis y mitosis, en la Fig. 13-8.

La meiosis se parece a la mitosis en cuanto envuelve una división celular. Más aún: la meiosis se puede dividir en las mismas cinco fases descriptivas de la mitosis, y muchos de los mecanismos de división celular son los mismos—se forma un aparato mitótico, los cromosomas migran hacia los polos en la anafase, y se forman células hijas. Sin embargo, la meiosis presenta grandes diferencias respecto a la mitosis. Generalmente se necesitan dos divisiones celulares en lugar de una, para completar el proceso meiótico; los movimientos de los cromosomas durante algunas de las fases son bastante diferentes; y finalmente, como se ha visto, la meiosis es una división reduccional en lugar de ecuacional, dando origen, como resultado final, a células con un número de cromosomas haploide en lugar de diploide.

La primera diferencia entre meiosis y mitosis se hace evidente desde el principio. Mientras que el proceso mitótico se caracteriza por la duplicación del número de cromosomas, la profase meiótica se distingue por un pareamiento de cromosomas homólogos. Durante el pareamiento, los dos cromosomas homólogos se juntan longitudinalmente, un factor de gran significado en los sucesos siguientes.

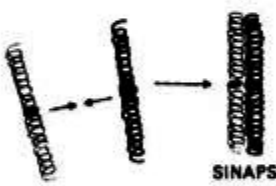


FIG. 13-9

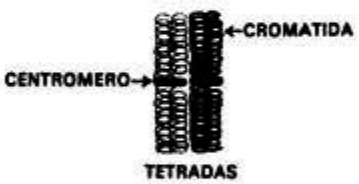


FIG. 13-10

FIG. 13-11

El proceso de apareamiento de los cromosomas homólogos en la meiosis se conoce como **sinapsis** * (Fig. 13-9). Después de la sinapsis (o tal vez simultáneamente con, o, antes de) cada cromosoma homólogo se duplica, formando una estructura de cuatro partes, la **tetrada** (Fig. 13-10). Nótese, sin embargo, que los cromosomas duplicados pemanecen unidos en las regiones del centrómero. Mientras que permanezcan así adheridos, cada miembro individual del «gemelo siamés» se llama una **cromátida.**

Durante la formación de tetradas, parte de las cromátidas de diferentes pares a menudo se sobreponen o envuelven una alrededor de la otra. Cuando esto sucede, puede ocurrir una ruptura, *con el intercambio subsecuente de segmentos divididos entre cromátidas maternas y paternas.* El proceso se conoce como **entrecruzamiento** (Fig. 13-11). Una discusión completa del significado del entrecruzamiento se pospondrá hasta el Capítulo 14. Es suficiente decir aquí que este fenómeno es de gran importancia tanto para el estudio biológico de la herencia como para la

* A fin de simplificar, un solo par de cromosomas homólogos se estudiará a continuación. Sin embargo, el lector debe tener en cuenta que los otros pares de cromosomas siguen el mismo proceso.

variación de la descendencia, y constituye una gran ventaja selectiva en la reproducción sexual.

Después de la formación de tetradas, los cromosomas homólogos se alínean en el ecuador de la célula formando una metafase típica. La anafase y la telofase siguen muy de cerca a la metafase (Fig. 13-12). Nótese que los pares de cromátidas, por el hecho de estar unidas en el centrómero, deben recorrer juntas. Por lo tanto, las cromátidas maternas van hacia un polo, mientras que las cromátidas paternas van al centro. Esto no significa, sin embargo, que las células hijas resultantes llevan solamente factores hereditarios maternos o paternos. Si ha ocurrido el entrecruzamiento, como se muestra aquí, casi cualquier combinación de factores hereditarios paternos y maternos es posible.

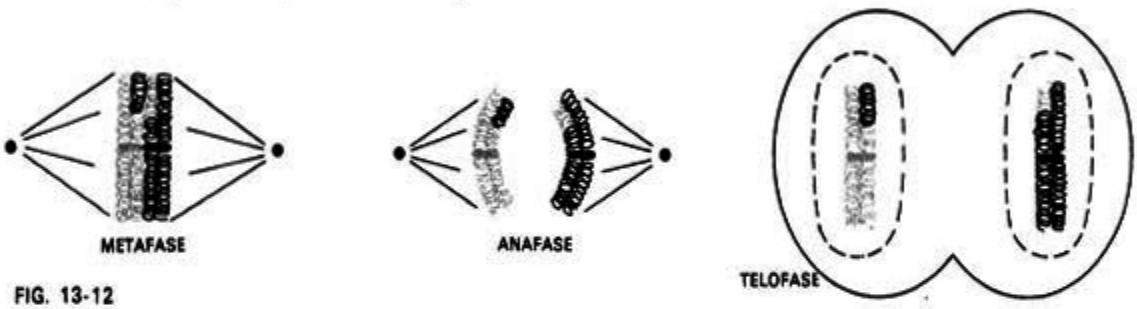


FIG. 13-12

Debido a que están unidas en el centrómero, dos cromátidas forman un cromosoma. De este modo, la división que ha ocurrido es una verdadera **división reduccional:** el número de cromosomas en cada célula hija se ha reducido a la mitad, o sea de diploide ($2n$) a haploide (n).

A esta división reduccional le sigue una segunda división, a menudo sin ningún período de interfase para las células hijas de la primera división. Sin embargo, en esta división, los centrómeros se dividen en la metafase, liberando las cromátidas que en la anafase migran a los polos opuestos en forma de cromosomas completos. Nótese que este movimiento simplemente retiene el número haploide de cromosomas, en lugar de restaurar el número diploide. De cada célula original que entra al proceso meiótico resultan cuatro células haploides. En la espermatogénesis, estas cuatro células se transforman en espermatozoides. En la ovogénesis, la mayor parte de la masa citoplásmica de la célula se da a una sola célula, que es el huevo (la selección se determina enteramente por azar); el resto del citoplasma se desecha como parte de los corpúsculos polares (Fig. 13-13).

Quedan dos puntos muy importantes sobre los cuales se debe hacer énfasis. Primero, se ha pasado por alto la descripción de la sinapsis, la formación de tetradas y el movimiento de las cromátidas y cromosomas hacia los polos opuestos durante la división meiótica en la forma de un par de cromosomas homólogos. Como se ha visto, la mayoría de los organismos tienen muchos pares, y durante la meiosis, cada uno de estos pares pasa por las mismas etapas que se han descrito para un par único. Por lo tanto, una célula que se divide meióticamente, y sobre todo una que contenga gran número de cromosomas, es un laberinto complicado de actividad.

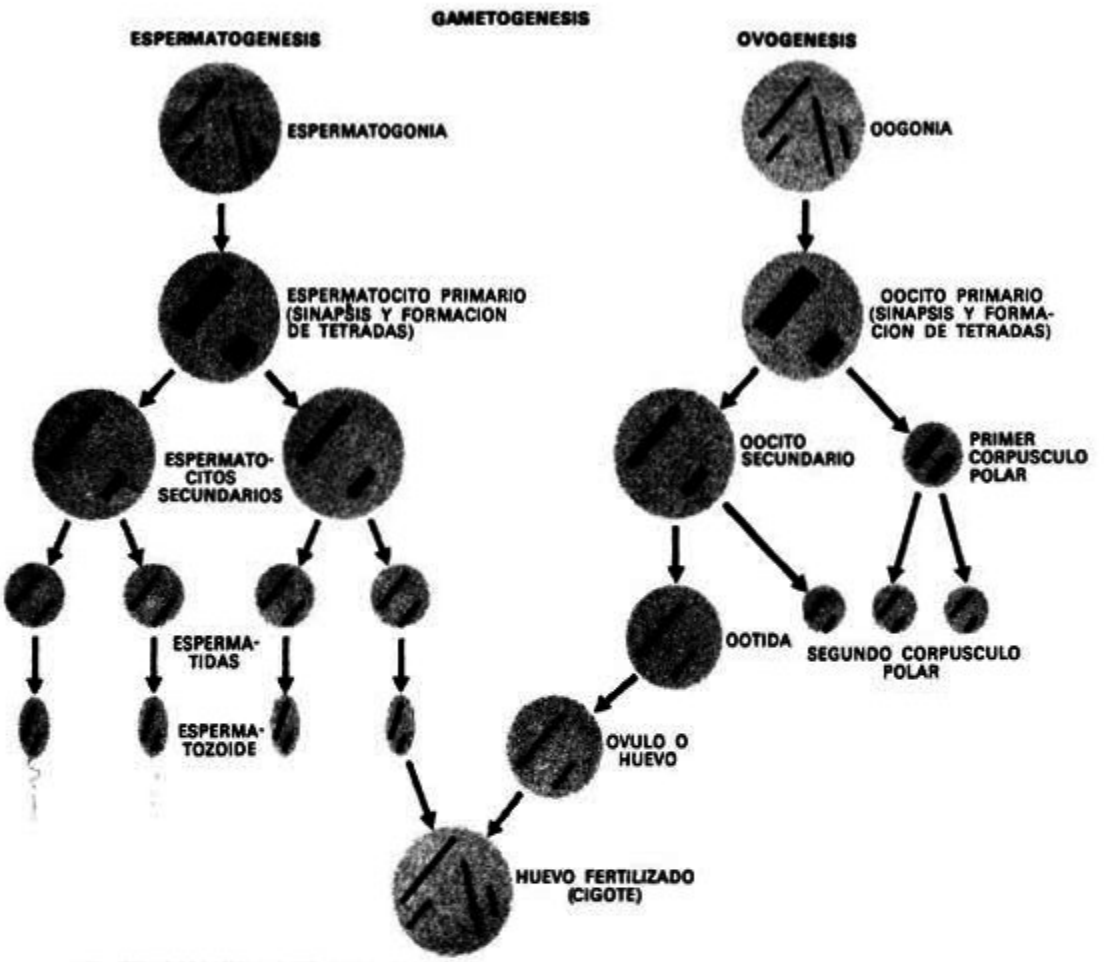


FIG. 13-13. Por cada célula que entra a la gametogénesis, se forman cuatro gametos potenciales. En la ovogénesis, sin embargo, solamente uno de éstos se madura para formar el huevo. Cuál de las cuatro células llega a ser el huevo, se determina al azar. El entrecruzamiento no se muestra a fin de simplificar.

El hecho de que los accidentes que resultan en distribuciones desiguales de material cromosómico ocurran tan raramente en meiosis, es un testimonio de la gran perfección del intrincado mecanismo de los sistemas vivientes. Ocasionalmente, sin embargo, las descendencias nacen con deformidades que se pueden explicar por la falta de separación de los cromosomas en la metafase.

De este modo, en la anafase, ambos miembros de un par pueden migrar juntos a un polo y convertirse en un solo gameto. El otro gameto, desde luego, no recibe cromosomas de este par. Este fenómeno, conocido como **no disyunción,** fue identificado primero en la mosca *Drosophila melanogaster.* Más recientemente se ha descubierto que el sin desunirse del cromosoma 21 es la causa del síndrome de Down, o mongolismo en algunos niños. Después de este descubrimiento, se ha encontrado que muchas otras anormalidades congénitas en el hombre se deben a la no disyunción de otros pares cromosómicos.

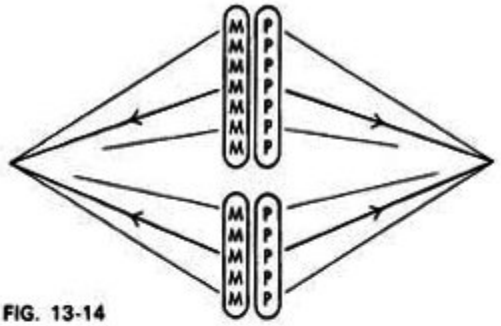


FIG. 13-14

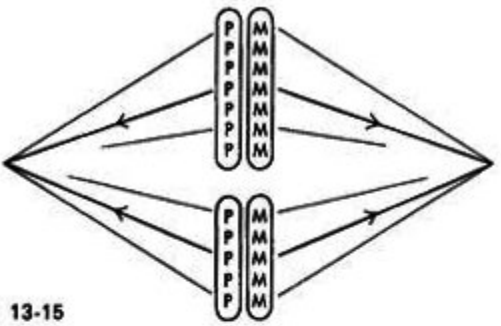


FIG. 13-15

El segundo detalle que se debe poner en claro, es la relación entre los diversos pares cromosómicos durante la meiosis. En la metafase, todos los pares de cromosomas se alínean a lo largo del ecuador de la célula antes de su separación en la anafase. A objeto de simplificar se tendrán en cuenta solamente dos pares de cromosomas y se asumirá que no ha habido entrecruzamiento. En esta forma, cada homólogo lleva solamente factores genéticos maternos (M) o paternos (P) (Fig. 13-14). Nótese que en la figura se han colocado arbitrariamente los cromosomas maternos de cada par a la izquierda y los paternos a la derecha. *Pero no es indispensable que esto sea así.* Daría lo mismo invertirlos y colocar los cromosomas paternos a la izquierda y los maternos a la derecha (Fig. 13-15). Hay otras dos combinaciones posibles (Fig. 13-16). El punto que queremos destacar aquí (y es *muy* importante) es que *la dirección de movimiento que toma un miembro de cualquier par de cromosomas no tiene ninguna influencia sobre la dirección de movimiento que toma otro miembro de algún*

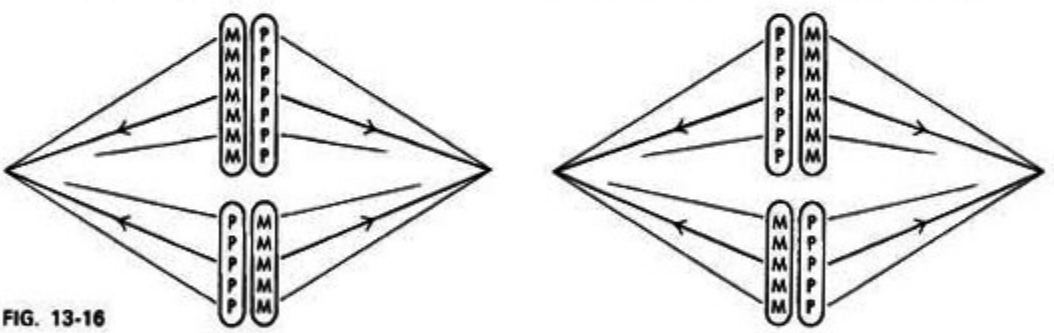


FIG. 13-16

otro par de cromosomas. En otras palabras, los miembros de pares cromosómicos individuales van hacia sus gametos respectivos *al azar.* El significado de esta distribución cromosómica al azar se explicará en el Capítulo 14.

13-6 CONCLUSION

Los procesos de mitosis y meiosis están íntimamente relacionados con los fenómenos de herencia biológica y desarrollo embriológico.

El desarrollo en los conocimientos relacionados con los mecanismos de mitosis ha sido paralelo al progreso de los instrumentos y técnicas que permiten la experimentación con células que se dividen activamente. El proceso completo de división

celular es un proceso dinámico y continuo, aunque se ha considerado conveniente concentrarse en determinadas fases del proceso en estudio.

El primer objetivo de la mitosis es la distribución equitativa del material genético nuclear entre las células hijas. Una célula en mitosis pasa por cinco fases: interfase, profase, metafase, anafase y telofase. Durante la interfase, se replica el material genético primario. Esta réplica se hace evidente más tarde en la profase, cuando los cromosomas se ven duplicados. En la metafase los cromosomas se colocan en el ecuador de la célula; en la anafase un miembro de cada par de cromosomas migra hacia los polos opuestos. En la telofase, la célula se divide en dos células hijas, las cuales vuelven a un estado de interfase.

Las investigaciones acerca de la mitosis han permitido un conocimiento detallado y seguro relacionado con lo que ocurre durante las cinco fases del proceso. Sin embargo, hasta ahora, hay relativamente pocas hipótesis completamente satisfactorias para explicar cómo se lleva a cabo la cinética de la mitosis dentro de la célula.

La meiosis trae como resultado la reducción del número de cromosomas a la mitad en las células hijas (de un número diploide o $2n$ a un número haploide, o n). La meiosis ocurre durante la gametogénesis, y permite la producción de espermatozoides y óvulos (espermatogénesis y ovogénesis, respectivamente). A pesar de que la meiosis pasa por las mismas fases de la mitosis, hay diferencias importantes en cuanto a lo que ocurre en algunas de estas fases.

Dos observaciones son de gran importancia para el material en genética que seguirá en los Capítulos 14 y 15. Estas son:

1) Durante la sinapsis y formación de tetradas, los pares de cromosomas homólogos se pueden entrecruzar e intercambiar segmentos entre sí.
2) Durante la separación en la anafase, la dirección de migración hacia determinado polo, tomada por un miembro de un par de cromosomas, de ninguna manera afecta la dirección tomada por un miembro de otro par. Luego, durante la metafase y la anafase, *los cromosomas se separan al azar.*

EJERCICIOS

1. En la gametogénesis, ¿cuántos espermatozoides pueden resultar de 100 espermatogonias? ¿De 100 espermatocitos primarios? ¿De 100 espermatocitos secundarios? ¿De 100 espermátidas? ¿Cuántos huevos pueden resultar de 100 oogonias? ¿De 100 oocitos primarios? ¿De 100 oocitos secundarios? ¿De 100 ootidas? (Usar la Fig. 13-13 para determinar sus respuestas.)
2. ¿Cuál es el objeto básico de la mitosis con relación al material genético?
3. ¿Por qué la duplicación de cromosomas es un paso indispensable en el proceso de mitosis?
4. ¿Cómo compararía Ud. la velocidad de respiración de células cancerosas con la velocidad respiratoria de las células en un tejido maduro que no está en crecimiento?
5. Explique por qué la meiosis es una parte necesaria en el ciclo de vida de cualquier organismo que se reproduce sexualmente?
6. Una vez se propuso la hipótesis de que las fibras del huso no eran estructuras materiales, sino simples líneas de tensión que aparecían en la célula durante la mitosis. Sugiera un experimento para probar esta hipótesis.
7. También se ha formulado una hipótesis que dice que las fibras del huso representan un campo magnético dentro de la célula. Sugiera un experimento para probar esta hipótesis.
8. ¿Cuál es la evidencia experimental que apoya la creencia de que el DNA se duplica durante la interfase?

LECTURAS SUGERIDAS

MAZIA, DANIEL, «How Cells Divide.» *Scientific American*, separata #93, septiembre de 1961. Una buena discusión no sólo sobre la división celular, sino también sobre sus problemas y las técnicas de investigación.

SWANSON, CARL P., *The Cell* (Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall, 1960), capítulo 5. Este libro en rústica discute detalladamente las etapas de mitosis, lo mismo que los cinco estados que se reconocen en la profase de meiosis.

CAPITULO 14

GENETICA I: DE LAS MATEMATICAS A MENDEL

14-1 INTRODUCCION

La genética, el estudio de la herencia biológica, es una de las ramas más jóvenes de la biología—y probablemente la rama más importante—. La aplicación práctica del conocimiento obtenido mediante la investigación genética ha tenido considerable impacto en muchas áreas: por ejemplo, en el mejoramiento de las plantas cultivadas y de razas de animales es solamente un ejemplo. En el aspecto menos técnico y más científico del asunto, la genética ha brindado apoyo considerable a la teoría de la evolución por selección natural. Darwin no contaba con una teoría que explicara satisfactoriamente la herencia, y esta debilidad fue lo que muchos de sus críticos atacaron persistentemente.

Como la genética tiene que ver con las características heredadas, es lógico que tenga que ver también con los factores que influyen sobre estas características, como son los factores celulares, organísmicos, y del ambiente. Más aún, la genética ha encontrado conveniente enfocar la materia objeto de estudio desde muchos frentes, desde los niveles de investigación molecular hasta los de poblaciones. Desde luego, la genética ha venido a ocupar una posición central dentro de las ciencias que estudian la vida (Fig. 14-1). En este capítulo y en el siguiente se dirigirá la atención hacia la comprensión de los mayores conceptos sobre los cuales se basa ahora firmemente la genética moderna.

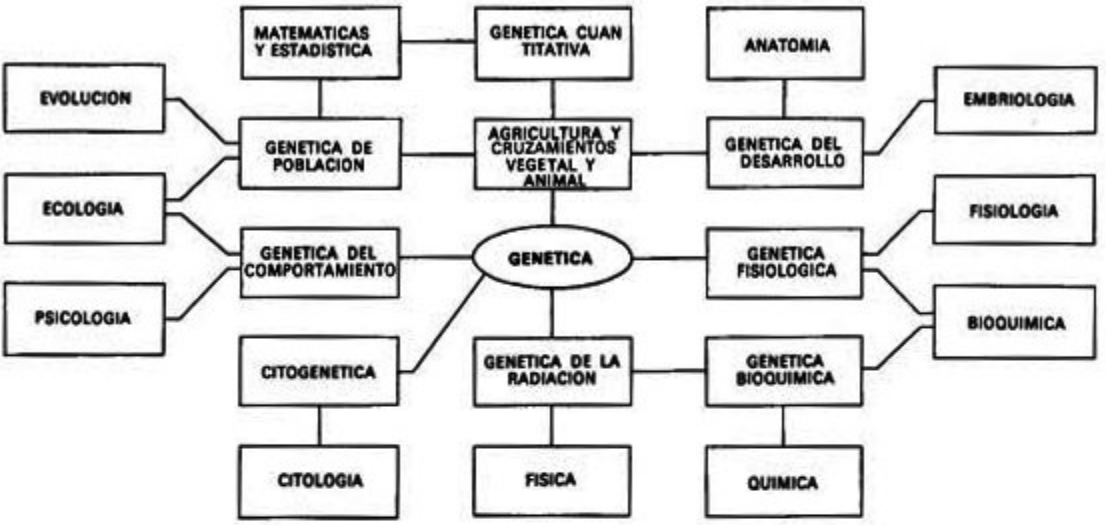


FIG. 14-1. La genética ocupa una posición central en la investigación biológica moderna.

14-2 GENETICA: ALGUNAS BASES MATEMATICAS

Resulta conveniente separarse por un momento de la genética (y aun de la biología) y dirigir la atención hacia ciertas cosas que están determinadas completamente al azar. El uso de la palabra «ciertas» no es completamente accidental. *Hay pocas cosas que son más ciertas que aquellas que se basan en la completa inseguridad.* O de otro modo, *hay pocas cosas más previsibles que aquellas que se basan en lo completamente imprevisible.*

Un ejemplo con el cual muchos pueden estar ya familiarizados es la ley de Charles. Esta ley establece que el volumen de un gas dado varía directamente con la temperatura absoluta (ver apéndice 1). Si se ponen en una gráfica la relación entre la temperatura y los cambios de volumen, se obtiene una línea recta, indicando una correlación perfectamente positiva (Fig. 14-2). Una ley que da esta correlación permite un poder de predicción casi cierto. Dada una temperatura, basta mirar en la gráfica para encontrar el volumen; dado el volumen, la temperatura se puede deducir rápidamente.

Consideremos ahora los factores sobre los que se basa la ley de Charles. Cuando se calienta un gas, se aumenta la velocidad de sus partículas individuales (iones, átomos o moléculas). La energía calórica se expresa como energía cinética de movimiento. Cuando las partículas de gas están en un recipiente sin aire, golpean contra los lados, ejerciendo una presión. Por tanto, la ley de Charles simplemente establece lo que es obvio—que cuanto más rápido golpeen las partículas contra la pared del recipiente, mayor fuerza se ejercerá sobre esas paredes, y que la relación será directa.

Sin embargo, el movimiento de cada partícula de gas en el recipiente, ocurre completamente al azar. El hecho de que una partícula se mueve hacia arriba,

hacia abajo, hacia la derecha o hacia la izquierda, etc., se determina completamente al azar. Puesto que esto se aplica a cada partícula individual (de las cuales hay tres billones) dentro del recipiente, se puede aplicar a todas como si fueran una unidad. De este modo, podemos ver el gas como si fuera una masa de partículas que se mueven, recorriendo todas las velocidades sumamente altas y golpeándose unas contra otras, desviándose y golpeando los lados del recipiente, regresando para chocar otra vez, y así sucesivamente.

Es fácil ver que la ley de Charles no podría sostenerse por mucho tiempo si todas las partículas de gas en el recipiente comenzaran repentinamente a golpear solamente una pared del recipiente y no la otra. * ¿Sería posible que todas las partículas hicieran esto? Sí, sería posible. ¿Sería *probable* que hicieran esto? Desde luego que *no*. En realidad, la probabilidad de que lo hagan es tan baja, que es prácticamente inconcebible. La razón es que hay demasiadas partículas de gas. Para que todas golpeen a la vez el mismo lado del recipiente, deberían moverse hacia ese lado al mismo tiempo. Sin embargo, puesto que sus movimientos son enteramente al azar, las probabilidades están muy en contra de un movimiento unificado de masa en una dirección.

Supongamos ahora que hay solamente *dos* partículas de gas en el recipiente (si tal cosa fuera posible). Con un movimiento nuevamente limitado a dos direcciones. Puesto que de nuevo es el azar el que determina los movimientos de cada partícula, es obvio que la ley de Charles no tendría casi probabilidades de ser correcta. † Si una partícula va hacia un extremo del recipiente mientras que la otra va a la parte opuesta, la presión sería tan uniforme como puede esperarse bajo estas circunstancias. Sin embargo, si ambas van hacia una de las paredes (como podría ser), desde luego toda la presión estaría dirigida contra esa pared. Si en lugar de dos partículas hay tres, cuatro, cinco o diez, hay varios movimientos más que necesitan coordinarse. Bajo estas condiciones, es fácil ver que esta «presión sobre una pared» tendría menos probabilidades de ocurrir. En resumen, a medida que el número de partículas aumenta, también aumentan las probabilidades

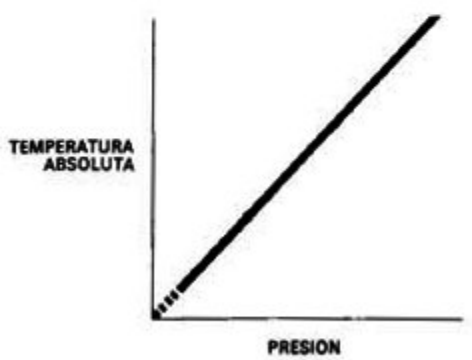


FIG. 14-2. Una representación gráfica de la ley de Charles.

* Nótese que el movimiento molecular se limita aquí a dos posibilidades, a un lado del recipiente o al otro. Esta situación, no existe, desde luego. Tomando en consideración todas las posibilidades de movimiento espacial, el problema se convierte en uno bastante complicado.

† En realidad, sería correcta solamente el 50 % de las veces, como se verá después.

de que la presión sea uniforme. Puesto que lo normal es que haya muchos billones de partículas, la ley de Charles parece estar al margen de cualquier falla.

La ley de Charles se basa, pues, enteramente en el azar. Sin embargo, este mismo factor la hace una de las leyes más ciertas y predecibles de la ciencia. Para repetir la frase que se dijo al abrir el parágrafo de esta sección, pocas cosas son tan ciertas como las que se basan en factores enteramente inciertos.

Pasemos a otro ejemplo. En el lanzamiento de monedas, las leyes de probabilidad son simples y se pueden aplicar directamente. Cuando una moneda se tira al aire, las probabilidades de que caiga cara (o cruz) son iguales, o sea 50 a 50 (que se pueden expresar como $\frac{1}{2}$). Supongamos que se tiran dos monedas simultáneamente. ¿Cuál sería *ahora* la probabilidad de que ambas cayeran cruz (o ambas caras)? La respuesta está dada por el **principio del producto de la probabilidad.** Este principio establece que *la probabilidad de que dos o más eventos independientes ocurran simultáneamente está dada por el producto de las probabilidades de que cada uno de los eventos ocurra individualmente.* En el ejemplo de tirar simultáneamente dos monedas, cada una tiene una probabilidad de 50 a 50 de caer cara (o cruz). En otras palabras, la probabilidad de que cada moneda caiga cara (o cruz) es $\frac{1}{2}$ Por lo tanto la probabilidad de que *ambas* caigan cara (o cruz) será el producto de $\frac{1}{2}$ por $\frac{1}{2}$ o sea $\frac{1}{4}$. La probabilidad de que una moneda caiga cara mientras que la otra cruz, es un cuarto, y la probabilidad de que la otra moneda caiga cara mientras que la primera caiga cruz es también $\frac{1}{4}$. De aquí que la probabilidad total para combinaciones cara y cruz es $\frac{1}{4}$ más $\frac{1}{4}$ o sea $\frac{1}{2}$.

Al tirar simultáneamente tres monedas se produce la siguiente probabilidad de distribución de resultados:

TRES MONEDAS

DISTRIBUCION	CARA CARA CARA	CARA CARA CRUZ	CARA CRUZ CRUZ	CRUZ CRUZ CRUZ
PROBABILIDAD	1/8	3/8	3/8	1/8

CUATRO MONEDAS

DISTRIBUCION	CARA CARA CARA CARA	CARA CARA CARA CRUZ	CARA CARA CRUZ CRUZ	CARA CRUZ CRUZ CRUZ	CRUZ CRUZ CRUZ CRUZ
PROBALIDAD	1/16	4/16	6/16	4/16	1/16

Sería posible seguir, de una manera similar, computando las probabilidades de varias distribuciones de cara y cruz entre las tiradas simultáneas de tantas monedas como se quiera. Es obvio, sin embargo, que para un caso en el que el número de monedas es grande, el procedimiento aritmético se vuelve algo tedioso.

Hay un método algebraico bastante simple y conveniente para computar las probabilidades de ocurrencia de cualquier combinación de cara y cruz en un número dado de monedas. Consiste en desarrollar un binomio $(a + b)$ a la po-

tencia n, en donde a y b son simplemente símbolos para los dos posibles resultados (en este caso, cara o cruz) y n representa el número de unidades que participan en el evento (en este caso el número de monedas). En otras palabras, cualquier problema de este tipo, con monedas, se soluciona desarrollando $(a + b)^n$.

14-3 EXPANSION BINOMIAL

El estudiante habrá visto con seguridad suficiente álgebra para manejar desarrollos binomiales simples. Al desarrollar uno, se puede seguir el siguiente procedimiento.

Para $(a + b)^2$:

$$\begin{array}{r} a + b \\ \times\ a + b \\ \hline ab + b^2 \\ a^2 + ab \\ \hline a^2 + 2ab + b^2 \end{array}$$

Para $(a + b)^3$:

$$\begin{array}{r} a + b \\ \times\ a + b \\ \hline ab + b^2 \\ a^2 + ab \\ \hline a^2 + 2ab + b^2 \\ \times\ a + b \\ \hline a^2b + 2ab^2 + b^3 \\ a^3 + 2a^2b + ab^2 \\ \hline a^3 + 3a^2b + 3ab^2 + b^3 \end{array}$$

Este procedimiento es perfectamente adecuado y bastante exacto, pero emplea demasiado tiempo. ¡Se necesitaría una gran cantidad de papel para un problema que exija el desarrollo de un binomio con $n = 23$! Sin embargo, es posible aplicar un método corto. Para demostrar este método corto se utilizarán unos pocos binomios, dando a n valores crecientes:

1) $(a + b)^2 = a^2 + 2ab + b^2$,
2) $(a + b)^3 = a^3 + 3a^2b + 3ab^2 + b^3$,
3) $(a + b)^4 = a^4 + 4a^3b + 6a^2b^2 + 4ab^3 + b^4$,
4) $(a + b)^5 = a^5 + 5a^4b + 10a^3b^2 + 10a^2b^3 + 5ab^4 + b^5$,
5) $(a + b)^6 = a^6 + 6a^5b + 15a^4b^2 + 20a^3b^3 + 15a^2b^4 + 6ab^5 + b^6$.

Un examen cuidadoso de estas expansiones revela varios hechos que vienen al caso. Primero, nótese que los valores exponenciales de a y b tienen una relación ordenada y diferente entre uno y otro; a medida que uno disminuye, el otro aumenta. Entonces, por ejemplo, en $(a + b)^4$ la a va así: a^4, a^3, a^2 y a y finalmente desaparece, mientras que b empieza en cero y sigue: b, b^2, b^3 y b^4. Nótese también que los exponentes en cada término de la expansión siempre suman un número igual al valor de n. Esta relación entre los exponentes y el número n, *no* es casual. Está basada en el hecho de que *los exponentes representan las posibles combinaciones que pueden originarse en un número n.* Al lanzar cuatro monedas, por ejemplo en donde se usa $(a + b)^4$, el exponente revela lo que es obvio; uno puede obtener cuatro caras, tres caras y una cruz, dos caras y dos cruces, una cara y tres cruces, o cuatro cruces.

Aplicando este conocimiento a todas las expansiones de binomios, el exponente de la expansión se puede construir tomando la a desde n hasta cero y la b desde cero hasta n.

Por ejemplo, en $(a + b)^7$:

$a^7 + a^6 + a^5 + a^4 + a^3 + a^2 + a.$

Después agregan las b ascendientes, como se muestra en seguida:

$a^7 + a^6b + a^5b^2 + a^4b^3 + a^3b^4 + a^2b^5 + ab^6 + b^7.$

Como se predice, los exponentes de cada término suman n, o sea 7.

Ahora solamente queda por encontrar los coeficientes apropiados. Hay varios métodos para hacer esto. Tal vez el más sencillo es el procedimiento que se esquematiza en la siguiente regla: *para desarrollar cualquier binomio, multiplique el exponente de un término por el coeficiente del término y divida por el número de términos del desarrollo.*

En un desarrollo binomial, el primer coeficiente es siempre 1. Aquí, en el primer término a^7, el exponente es 7. Entonces, nosotros multiplicamos $7 \times 1 = 7$ y dividimos por 1 (puesto que a^7 es el primer término en el desarrollo). Esto da el segundo coeficiente:

$a^7 + 7a^6b + \ldots$

Trabajando con este coeficiente (7) para encontrar el siguiente, multiplicamos el exponente 6 por el coeficiente 7, obteniendo 42. Puesto que $7a^6b$ es el segundo término en el desarrollo, divida 42 por 2, obteniendo:

$a^7 + 7a^6b + 21a^5b^2 + \ldots$

De nuevo multiplicamos el exponente por el coeficiente, obteniendo $5 \times 21 = 105$. Puesto que $21a^5b^2$ es el tercer término en el desarrollo, dividimos esto por 3, lo que da 35, el siguiente coeficiente:

$a^7 + 7a^6b + 21a^5b^2 + 35a^4b^3 + \ldots$

Luego, $4 \times 35 = 140$ y $140 : 4 = 35$, el próximo coeficiente:

$a^7 + 7a^6b + 21a^5b^2 + 35a^4b^3 + 35a^3b^4 + \ldots$

Continuando este proceso, llegamos rápidamente al desarrollo completo:

$a^7 + 7a^6b + 21a^5b^2 + 35a^4b^3 + 35a^3b^4 + 21a^2b^5 + 7ab^6 + b^7.$

Nótese que el coeficiente 1 que se sobrentiende en el término b^7, podría haber sido derivado fácilmente utilizando la regla, $1 \times 7 = 7$. Puesto que b^7 es el último y séptimo término del desarrollo, podríamos dividir 7 entre 7 lo que, desde luego, da 1.

Este es probablemente el método más rápido de determinar los coeficientes al desarrollar un binomio, particularmente si n es igual a un número grande. Sin embargo, hay otro medio con el cual se pueden averiguar los coeficientes al desarrollar un binomio. Nótese que los coeficientes van desde el número 1 ordenadamente hasta números más altos, volviendo después por la misma secuencia

(a la inversa) al número 1. Por ejemplo, en $(a + b)^6$ los coeficientes van como se muestra a continuación:

1 6 15 20 15 6 1.

Esta gradación ascendente y descendente de los coeficientes la notó el filósofo francés Blaise Pascal (1623-1662). Pascal tomó una serie de binomios en los cuales el número n del binomio siguiente era una unidad mayor que el que lo precedía [esto es, $(a + b)^1$, $(a + b)^2$, $(a + b)^3$] y encontró que si estos coeficientes se escribían uno debajo del otro, formaban un triángulo con una base infinitamente grande (Fig. 14-3).

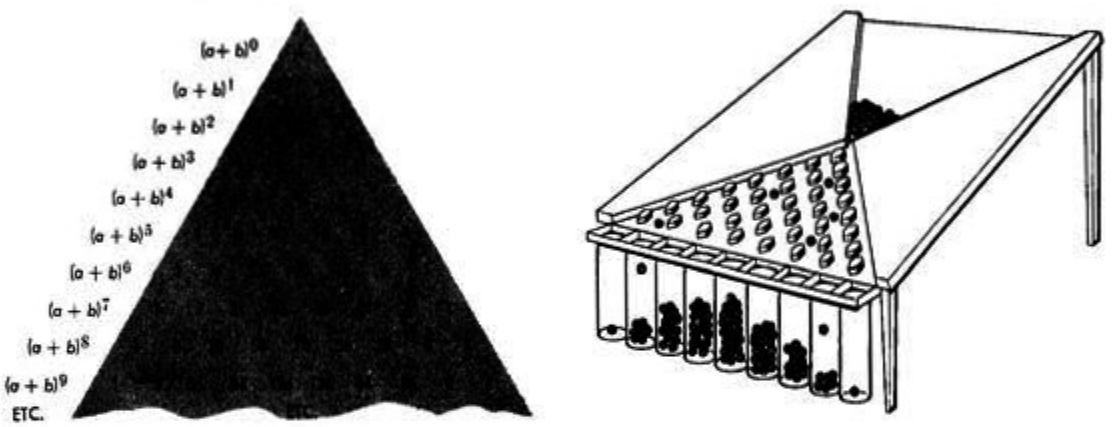
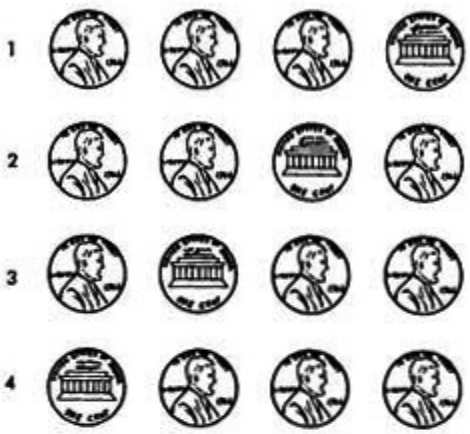


FIG. 14-3. Blaise Pasacal observó que los coeficientes de desarrollos binomiales sucesivos formaban un triángulo. Cada número es la suma de los dos números colocados inmediatamente sobre él. Para el geneticista, esto es algo más que una simple coincidencia interesante. A la derecha se muestra un mecanismo físico al azar al cual Pascal aplicó directamente el triángulo. Las bolas serán distribuidas en una manera proporcional a los coeficientes de $(a + b)^8$. Las bolas podrían representar fácilmente características heredadas en garbanzos, camadas de ratones, u otras muchas situaciones heredables.

Sin embargo, el hecho de que los números formen un triángulo es interesante. El valor real del triángulo de Pascal está en el hecho de que, dada una línea en el triángulo, los números de la línea siguiente se pueden escribir inmediatamente, porque éstos son la suma de los números que quedan directamente por encima de ellos. Por ejemplo, en el desarrollo de $(a + b)^5$, el segundo coeficiente es 5, que es la suma de los números 4 + 1 directamente por encima de él. El tercer coeficiente es 10, la suma de los números 6 y 4 por encima de él.

Se podría preguntar si los coeficientes, lo mismo que los exponentes, tienen también algún significado. La respuesta es afirmativa; *los coeficientes nos dicen el número de maneras en las que pueden ocurrir las combinaciones dadas por la suma de los exponentes*. Supongamos, por ejemplo, que se lanzan cuatro monedas. Uno de los términos de la expansión $(a + b)^4$ es $4a^3b$. Si a significa las probabilidades de que caigan caras y b las de que caigan cruces, los exponentes dicen que podemos obtener tres a y una b (o tres caras y una cruz). Pero el coeficiente 4 nos dice que hay cuatro formas posibles de obtener la combinación de tres caras y una cruz.

Esto se puede ver fácilmente si se le da un número a cada moneda. Por ejemplo, tres caras y una cruz podrían aparecer en cualquiera de los órdenes que se muestran a continuación:



En una forma similar, los otros coeficientes indican que hay solamente una manera de que las monedas caigan todas cara o todas cruz; hay cuatro maneras de obtener una combinación de tres cruces y una cara; y seis maneras de obtener una combinación de dos caras y dos cruces.

Supongamos que lanzamos cinco monedas y queremos saber las probabilidades de obtener la combinación de tres caras y dos cruces. Dejemos que a represente las probabilidades de las caras, que son 50 a 50 o $\frac{1}{2}$, y que b represente las probabilidades de las cruces, que son también $\frac{1}{2}$.

Puesto que en este problema hay cinco monedas $(a + b)^n$ será $(a + b)^5$:

$$(a + b)^5 = a^5 + 5a^4b + 10a^3b^2 + 10a^2b^3 + 5ab^4 + b^5.$$

De esta expansión seleccionamos el término que dará la combinación que nos interesa—en este caso, tres caras y dos cruces—. Esta combinación particular está dada por un solo término, $10a^3b^2$. Sustituyendo los valores conocidos de $\frac{1}{2}$ para a y b y llevando a cabo las operaciones necesarias, obtenemos:

$$10a^3b^2 = 10\,(\tfrac{1}{2})^3\,(\tfrac{1}{2})^2 = 10(\tfrac{1}{8})\,(\tfrac{1}{4}) = 10(\tfrac{1}{32}) = \tfrac{10}{32} = \tfrac{5}{16}.$$

Por consiguiente, se pronostica que una distribución de tres caras y dos cruces ocurrirá $\frac{5}{16}$ de las veces. O para ponerlo en otra forma, de dieciséis lanzamientos de cinco monedas cada uno, se esperaría que cinco lanzamientos mostraran una distribución de tres caras y dos cruces. Por supuesto que para obtenerlo hay que hacer varios lanzamientos dieciséis veces. Lo mismo que la exactitud de la ley de Charles depende de la presencia de un gran número de partículas de gas, la exactitud de esta predicción depende enteramente del número de grupos de ensayos. En realidad, hay una correlación positiva entre la exactitud de la predicción y el número de ensayos o veces que se trata.

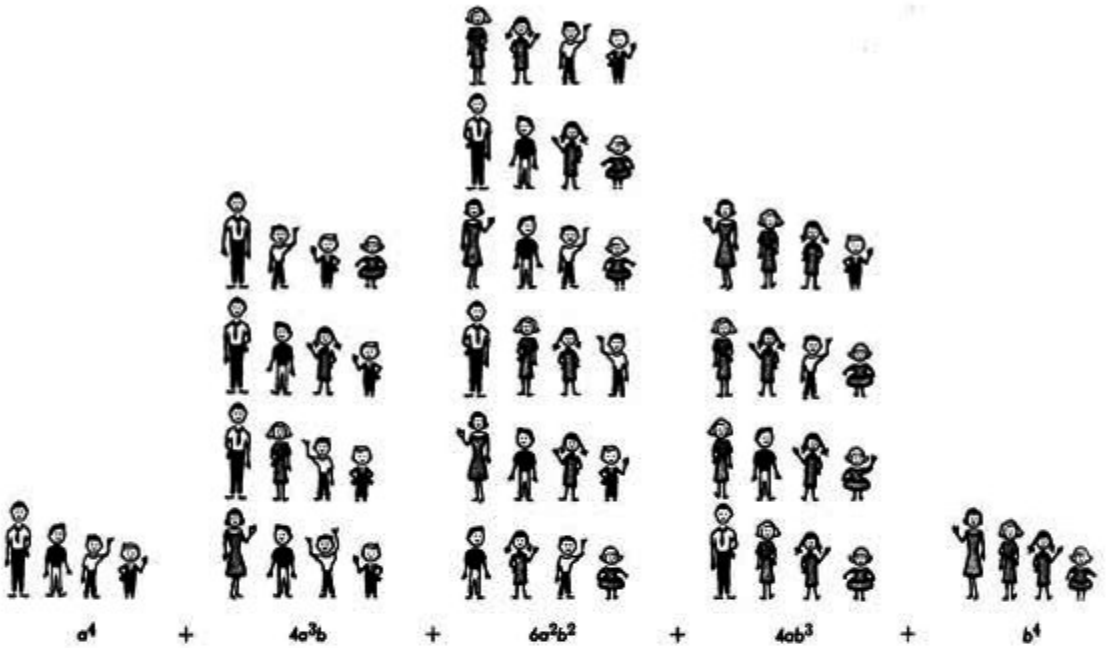


FIG. 14-4. Cuando se aplica a la distribución de sexos en una familia de cuatro, el coeficiente del desarrollo binominal apropiado representa la(s) organización(es) en las que puede ocurrir la posible distribución de sexos.

Si la expansión binomial se puede aplicar a las monedas, también se puede aplicar a cualquier objeto en donde se tengan en cuenta dos probabilidades. Puesto que a y b son solamente símbolos, se pueden manipular a voluntad. Consideremos, por ejemplo, la distribución de sexos en infantes humanos. Las probabilidades de que un infante sea un niño (o una niña) son aproximadamente 50 a 50 o sea $^1/_2$. De acuerdo con esto, ¿cuáles son las probabilidades de que en una familia que tiene cuatro hijos todos sean niñas? Si a representa las probabilidades para niños que son 50 a 50 o $^1/_2$ y b representa las probabilidades para niñas que son también $^1/_2$. Usando $(a + b)^n$, en donde $n = 4$:

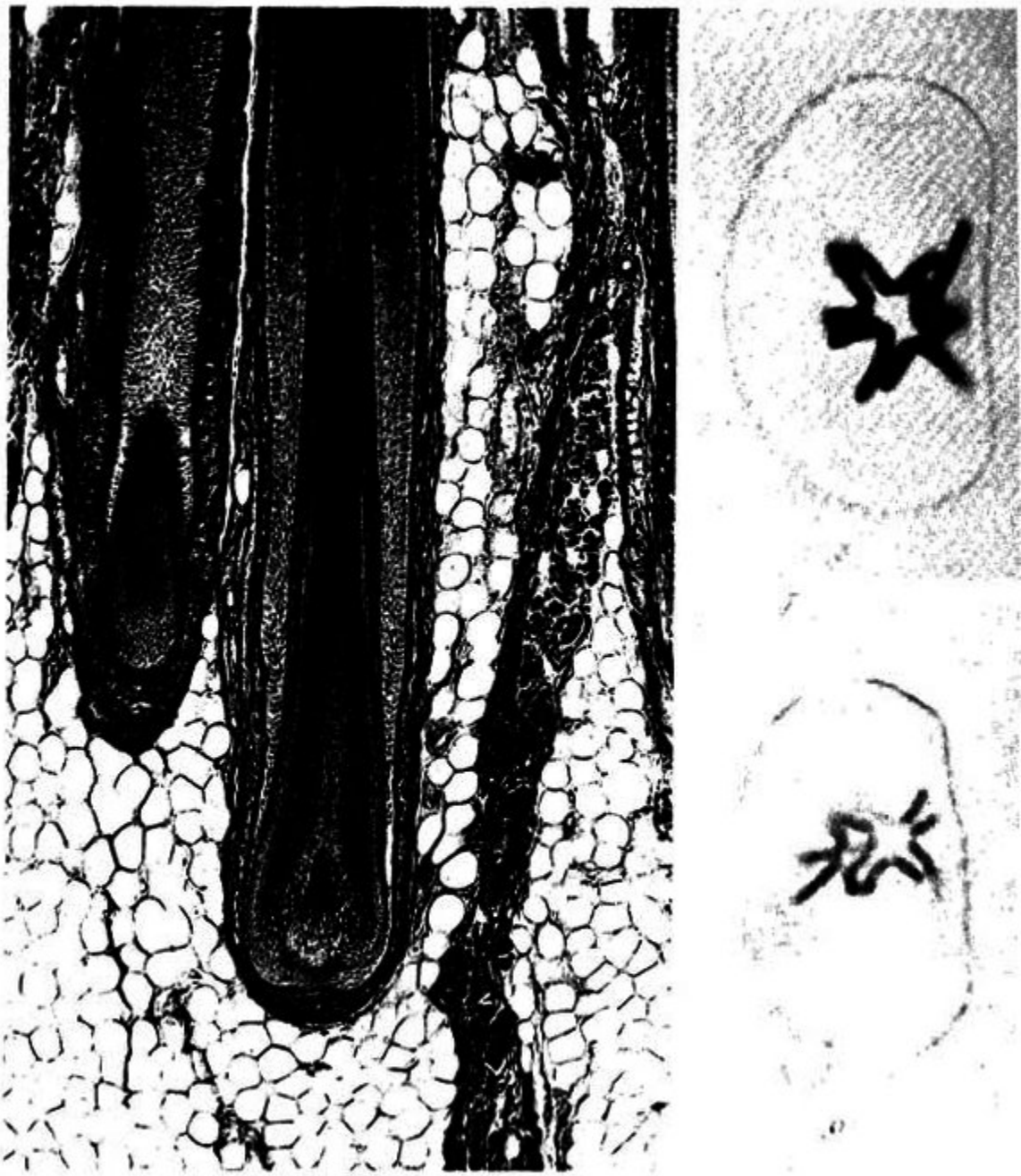
$$(a + b)^4 = a^4 + 4a^3b + 6a^2b^2 + 4ab^3 + b^4.$$

Como b representa las probabilidades de niñas, debemos escoger el término que, en el desarrollo, tenga cuatro b. Esto es, claramente b^4. Sustituyendo, obtenemos:

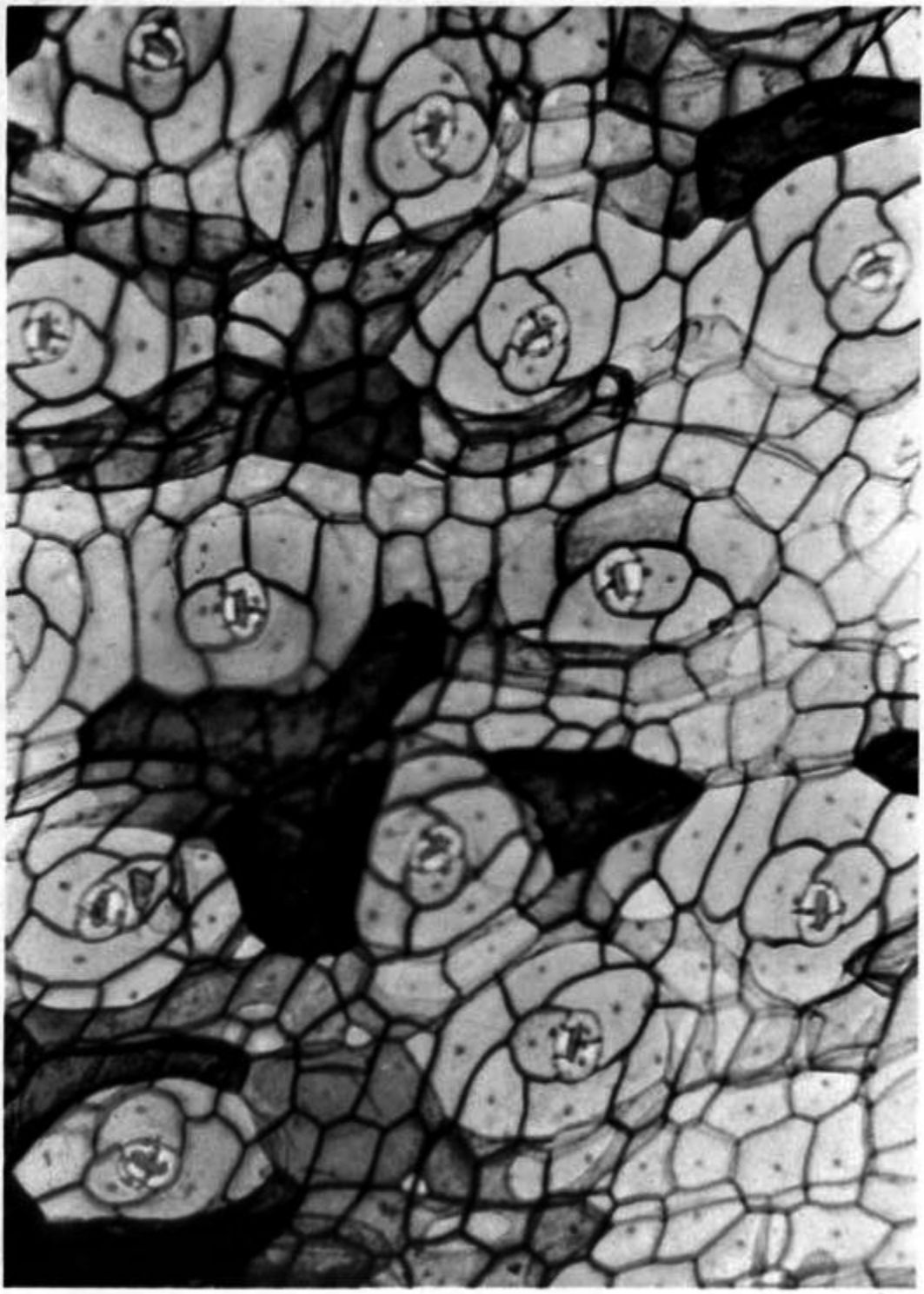
$$b^4 = (^1/_2)^4 = {}^1/_{16}.$$

En otras palabras, las probabilidades de obtener cuatro niñas en una familia de cuatro descendientes, es el producto de las probabilidades que tiene cada descendiente de ser una niña, o sea $^1/_2 \times {}^1/_2 \times {}^1/_2 \times {}^1/_2 = {}^1/_{16}$ (Fig. 14-4).

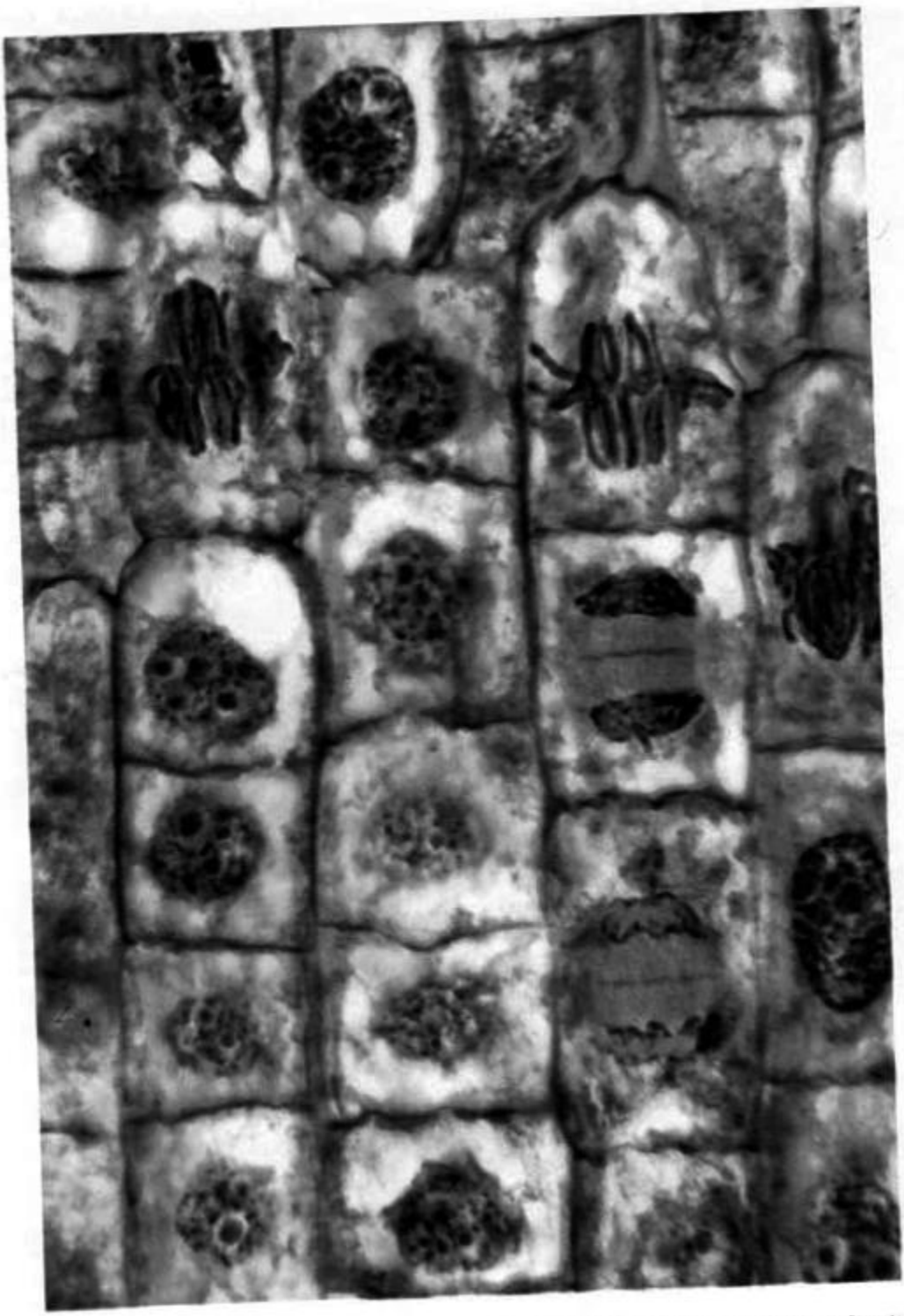
Ahora ha llegado el momento de ver cómo las matemáticas de la probabilidad se aplican a la herencia de factores genéticos.



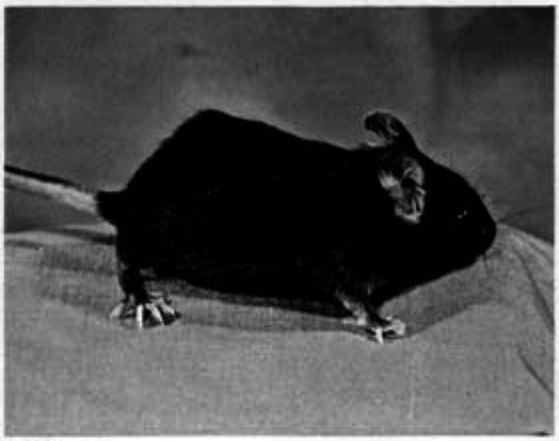
PLACA I. La tinción histológica a la izquierda, muestra la sección longitudinal de un folículo piloso humano, se distinguen las diferentes clases de tejidos. La tinción citológica que se muestra en la fotografía de la derecha hace que las partes o regiones celulares contrasten unas con otras. En la parte de arriba, la célula se expuso a un colorante que se vuelve rojo al contacto con el DNA. Abajo, la misma célula se expuso a un colorante que se vuelve azul en contacto con proteínas del tipo histonas. (La foto del folículo piloso es cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago; Las otras son cortesía del Dr. Montrose Moses, Duke University Medical Center y Upjohn Company.)



PLACA II. Los poros en las hojas o estomas, fueron descubiertas en el siglo XVII por Marcello Malpighi y Nehemiah Grew. (Cortesía del Dr. Thomas Sproston, University of Vermont.)



PLACA III. Mitosis en el extremo de una raíz de cebolla. (Cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago.)

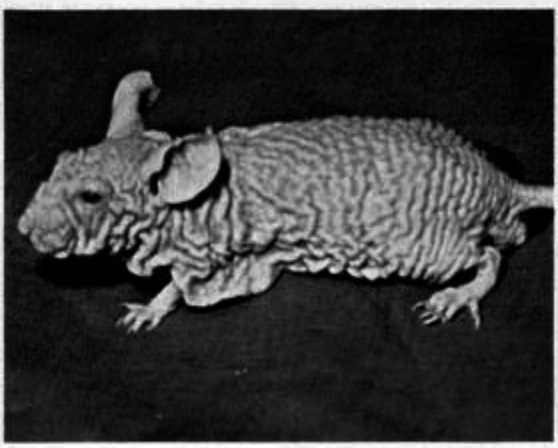


NEGRO

CASTAÑO

AGUTI NEGRO

AGUTI CASTAÑO



RINO

AMARILLO

PLACA IV. Caracteristicas hereditarias del pelaje en los ratones. (Cortesia de Roscoe B. Jackson Memorial Laboratory.)

14-4 GENETICA EXPERIMENTAL

Los ratones se usan mucho en estudios genéticos. Se reproducen rápidamente, su costo es relativamente bajo y fácil de cuidar en los laboratorios.

Una característica heredada pero poco común en los ratones resulta en la falta completa de pelos en el cuerpo, y la piel con pliegues bastante gruesos o con arrugas (ver la placa coloreada IV). Por razones bastante obvias, la condición se conoce como rino. Como esta característica se hereda y es fácil de distinguir, la condición rino parecería ser una buena selección para utilizarse en experimentos diseñados con el fin de aclarar cómo pasan de una generación a otra las características heredadas.

Sin embargo, un examen más detenido muestra que no es así. La condición rino encierra por lo menos dos condiciones heredadas: la falta de pelo y la piel arrugada. Más aún: la misma piel es un órgano complejo, compuesto de muchos tipos de tejidos diferentes (glandular, muscular, conjuntivo, etc.). Esto señala la evidencia de que debe haber muchos factores hereditarios relacionados con la condición rino. Finalmente, la reproducción de los ratones rino es muy baja, en el caso de que se reproduzcan; la misma deformidad física que los hace rinos, interfiera con su capacidad para parearse. Es razonable, por esto, tratar de explicar la transmisión de características heredadas trabajando con características de una naturaleza más simple.

Una de estas características es el color del pelaje en el ratón. Las diferencias en los colores del pelaje son fáciles de distinguir, y no parecen interferir con el pareamiento al azar, no selectivo, entre los animales. Más aún: las diferencias en el color del pelaje se deben a factores que se interactúan y son mucho menos complejos que los que causan la condición rino. En general, los pelajes de ratones coloreados diferentemente son los mismos; la única diferencia está en los pigmentos que se depositan en los pelos que forman las pieles.

Cierta cepa bien establecida de ratones, posee un pelaje completamente negro. * Otra cepa tiene un pelaje castaño (ver la lámina coloreada IV). Puesto que ambas son cepas puras, los cruces entre ratones negros siempre producen descendientes negros, y los cruces entre ratones castaños siempre producen descendencia castaña. De aquí que es razonable preguntarse: ¿cuál sería el color de los descendientes resultantes de un cruce entre ratones castaños y negros? He aquí algunas de las posibilidades:

1) Un color intermedio entre negro y castaño.
2) Algunos ratones castaños y otros negros.
3) Ratones moteados de negro y castaño.
4) Un color enteramente diferente del castaño o del negro.
5) Todos ratones negros.
6) Todos ratones castaños.

Se han hecho varios cruces. En algunos, el macho es negro y la hembra castaña, mientras que en otros se hace al revés. Esto elimina el sexo como una variable en

* Los ratones que se han cruzado entre hermanos y hermanas por lo menos durante veinte generaciones se consideran como una cepa pura establecida.

el experimento, al tiempo que el gran número de cruces producen una gran cantidad de descendientes que permite hacer una generalización más definitiva.

La Fig. 14-5 muestra que la predicción 5 es la correcta. De 992 ratones obtenidos (en la generación F^1) todos son negros y no distinguibles en apariencia de los padres negros.

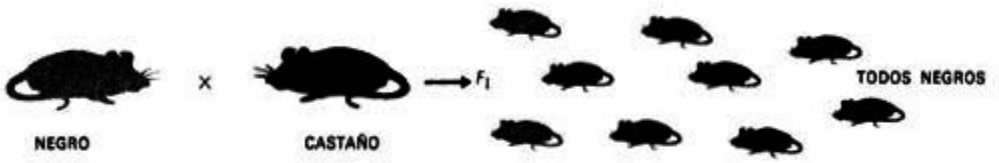


FIG. 14-5. Una representación del primer cruce de ratones negros con ratones castaños, dando una F_1 de 992 ratones, todos negros.

Estos resultados dan origen a muchas preguntas. Primero: ¿qué le ha pasado al color castaño? ¿Ha sido destruido completamente por el color negro? ¿O está todavía presente pero escondido? Segundo: el hecho de que en la F_1 los ratones negros son aparentemente idénticos a sus padres negros: ¿significa esto que son también genéticamente idénticos? Teniendo en cuenta que los cruces entre dos padres de la misma raza producen siempre descendientes negros, ¿es también cierto para los ratones negros de la F_1? En otras palabras, si se cruzan entre sí ¿producirían también solamente ratones negros?

Para contestar estas preguntas, se debe llevar a cabo un segundo grupo de cruces experimentales. Se sigue el mismo procedimiento que antes, pero esta vez se cruzan entre sí los ratones de la F_1 que son todos negros.

La Fig. 14-6 indica los resultados de este cruce; de una descendencia de 1.278, 961 son negros y 317 castaños.

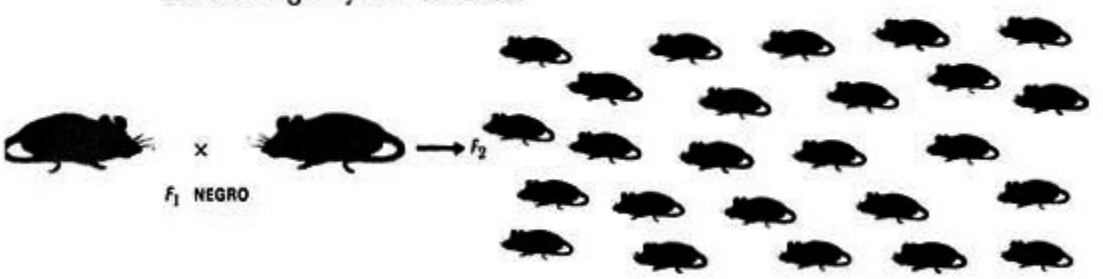


FIG. 14-6. Una representación del segundo cruce de ratones, produciendo una F_1 de 961 ratones negros y 317 ratones castaños.

Los resultados responden a la pregunta que se hizo antes del segundo cruce. Primero, como es obvio, el color castaño no fue destruido por el color negro. A pesar de que no era aparente, debió haber estado presente todo el tiempo. Los ratones castaños que se obtuvieron en la F_2 son tan castaños como los padres castaños originales, y cuando estos F_2 castaños se cruzan, su descendencia es toda castaña. Por lo tanto, se puede ver que el factor para el color castaño en el pelaje, debe ser independiente del color negro y no afectado por éste.

Segundo: A pesar de que los F_1 no son, en apariencia diferentes de sus padres negros, difieren genéticamente. No son una cepa pura, esto es, no producen solamente ratones negros.

Tercero: Aunque el factor para el color castaño en el pelaje no fue afectado por el factor para pelaje negro, sí está completamente escondido en la generación F_1. Esto nos lleva a considerar la posibilidad de que el factor negro pueda, de algún modo, ser «más fuerte» que el factor castaño.

A menudo, un científico puede obtener datos experimentales que él mismo no es capaz de explicar. Su recurso es tratar de encontrar una explicación en la literatura de investigación. Allí puede hallar que otros científicos han obtenido datos similares a los suyos, y, posiblemente han propuesto una hipótesis para explicarlos. Aquí existe una situación similar. El cruzamiento de ratones ha producido resultados que exigen una explicación. La explicación aplicable a este caso se propuso hace unos 100 años.

14-5 GENETICA MENDELIANA

A la edad de 21 años Gregor Johann Mendel (1822-1884) entró al monasterio agustino en Brünn, Austria (ahora, Brno, Checoeslovaquia). El hecho de que él escogiera este monasterio fue muy venturoso, porque allí se le dio la oportunidad de ir a Viena y tomar cursos de Física, Matemáticas y Zoología. Y más importante todavía, en el jardín que rodeaba el monasterio había espacio para que él realizara sus experimentos.

Es interesante anotar que por dos veces Mendel no pudo obtener la licencia de profesor de bachillerato. Finalmente, desistió de tratar de ser algo más que un sustituto de profesor. Pero fue particularmente curioso el hecho de que él pasó los exámenes relacionados con las ciencias físico-matemáticas pero no pudo aprobar la parte correspondiente a la historia natural (biología).

La mayoría de los experimentos más importantes de Mendel fueron realizados entre 1856 y 1863. En 1865 él presentó los resultados de sus investigaciones en un informe que encerraba centenas de tediosos cruces experimentales. El informe fue leído en una reunión de la sociedad de Brünn para el estudio de las ciencias naturales y fue publicado más tarde en las Memorias de esa sociedad. En esta reunión, Mendel recibió una atención muy cortés. Sin embargo, las matemáticas aplicadas a las razones entre los descendientes de plantas parecían muy elevadas para ser entendidas por la audiencia. La atención estuvo dispersa. Se registró en la minuta que «no hubo ni preguntas ni discusión». El hecho de que la historia científica se registró esa noche permaneció sin notarse por casi 35 años.

Mendel llevó a cabo cruces experimentales entre muchas plantas y animales. Sin embargo, se le conoce mejor por sus trabajos con los guisantes de jardín. El fue capaz de distinguir muchas características distintas y heredadas mediante el examen anatómico bastante detallado de estas plantas. Entre estas características estuvieron el color y la forma de las semillas. La posición de las flores en los tallos (algunas al final, otras a los lados) y la altura de las plantas, es decir, si eran altas o bajas. Al tratar sobre los experimentos de Mendel y de sus conclusiones, se tendrá en cuenta para simplificar las características de altura.

Mendel cruzó plantas altas de cepas puras con plantas bajas de cepas puras. Como en el caso anterior de los ratones, había muchas posibilidades. Las plantas podían resultar todas altas, o todas enanas, o una mezcla de altas y enanas, o podían tener una altura intermedia. La Fig. 14-7 representa los resultados de Mendel; todas las plantas de la F_1 fueron altas.

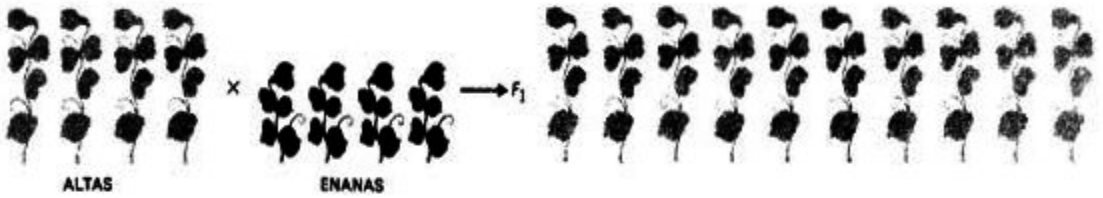


FIG. 14-7. Una representación del primer cruce de Mendel con guisantes de jardín, cuyo resultado fue una F_1 en la que todas las plantas eran altas.

Mendel se enfrentó con el mismo tipo de preguntas que surgieron en el caso de los ratones castaños y negros. ¿Se habían destruido las características de plantas enanas, o estaban solamente escondidas? Eran las plantas altas de la F_1 genéticamente similares a sus progenitores altos; esto es, ¿serían cepas puras?

Mendel cruzó entonces dos plantas de la generación F_1. La figura 14-8 representa los resultados; de 1.064 plantas en F_2, 787 fueron altas y 277 enanas.

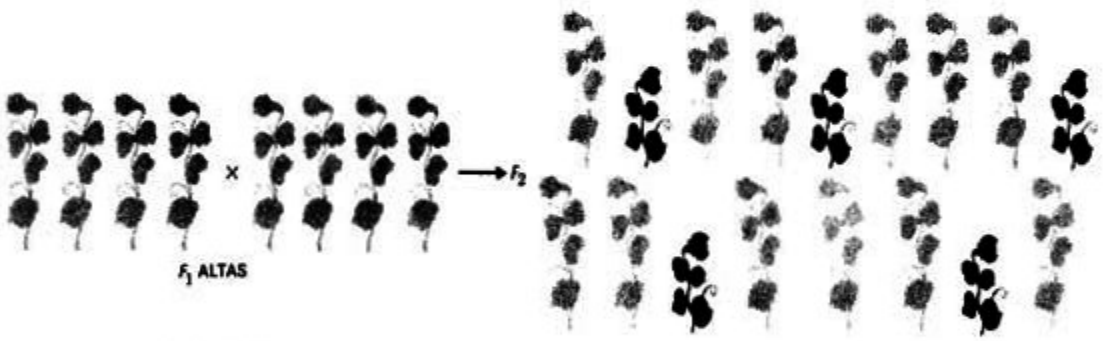


FIG. 14-8. Una representación del segundo cruce de Mendel con guisantes de jardín, que resultó en una F_2 de 787 plantas altas y 277 plantas enanas.

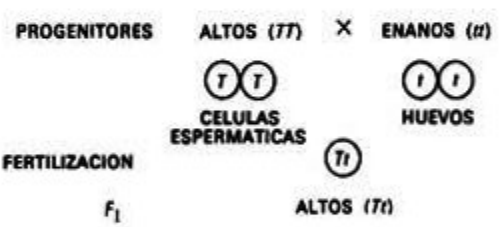
Mendel explicó los resultados de su primer cruce mediante dos términos que aún hoy se usan en la genética. Puesto que el factor para enano era encubierto completamente por el factor alto, él postuló que las características para altas eran **dominantes** sobre las de enanas, que él llamó **recesivas.** Esto estaba de acuerdo con nuestro primer cruce de ratones; el color negro debería ser dominante sobre el color castaño, que sería el recesivo.

Fue en la interpretación de su segundo cruce, el cual realizó con plantas altas de F_1, en donde se demostró el genio real de Mendel. Mucho antes que él comenzara su trabajo, numerosas personas habían obtenido resultados como los que cita en sus cruces experimentales. Sin embargo, muy pocos se habían preocupado por bus-

car el significado de estos resultados. Afortunadamente, Mendel fue un matemático de gran talento, y esta capacidad le permitió descubrir lo que habían eludido por tanto tiempo los naturalistas anteriores.

Mendel notó que 787 plantas altas y 277 plantas pequeñas representaban una proporción de 2,84:1. En cruces similares con otras características de la planta de guisantes, él obtuvo resultados similares; cuando una característica era dominante en la generación F_1, las razones en la generación F_2 eran: 3,15:1; 2,96:1; 2,82:1; 3,14:1; 2,95:1 y 3,01:1.

La sugerencia de que una razón de tres a uno era predecible en la F_2 de tales cruces fue demasiado fuerte para dejarse a un lado. Este fue un descubrimiento muy emocionante para Mendel. El reconoció esta relación como una indicación de la operación de las leyes de azar y la probabilidad. Siendo así, él formuló la siguiente hipótesis: supóngase que en una planta alta de pura cepa no solamente hay un factor que influye sobre su altura, sino *dos*. Más aún, supóngase que otros dos factores están presentes en plantas enanas. Si solamente *uno* de estos factores está en la célula espermática y sólo *uno* en el huevo, entonces la unión de estas dos células produciría una planta con dos factores, uno de la planta alta y otro de la planta enana. Puesto que el factor para la altura es dominante sobre el factor para enano, los híbridos en F_1 serán altos. Si hacemos que T represente el factor de altura y t el factor de enano, el primer cruce se puede diagramar así:



Recuérdese que Mendel llevó a cabo sus experimentos alrededor de 1860; estructuras tales como los cromosomas eran desconocidos para él. Sin embargo, nótese que los cromosomas homólogos se comportan sospechosamente como los factores hipotéticos de Mendel; aquéllos se encuentran en pares y se separan durante la formación de gametos (meiosis), uno va a cada gameto. En la fecundación se unen de nuevo los dos cromosomas homólogos, uno de cada progenitor.

En consecuencia, por la hipótesis de que solamente un factor para una característica hereditaria iba a cada gemeto, Mendel reconoció la necesidad de la meiosis, aunque, desde luego, desconocía el proceso. Cuando notó la recombinación, también reconoció que los factores debían unirse de nuevo durante la fecundación de los pares en los híbridos de F_1. En otras palabras, Mendel descubrió que los dos factores que influían sobre la altura de las plantas de guisantes debían separarse o **segregarse** el uno del otro en la formación de las células germinales y luego unirse de nuevo en la fecundación. Este concepto se conoce como la primera ley de Mendel, la **ley de la segregación,** que establece que *los factores de un par de características se segregan.*

Mendel vio que su hipótesis explicaba bastante bien la razón de tres plantas altas a una planta enana que él obtuvo en la generación F_2. Este segundo cruce se puede diagramar así.

CRUCE DE F_1 ALTAS (Tt) × ALTAS (Tt)

En este caso, cada una de las plantas que se cruzan puede producir *dos* tipos de gametos en lugar de uno solo. La mitad de los gametos producidos llevarán el factor T para altura. Los otros llevarán el factor t para enano. Mendel vio que si las dos plantas producían dos tipos de gametos en números iguales, la razón de tres a uno se podría explicar en base del azar y la probabilidad. Puesto que cualquier tipo de célula espermática tiene una probalidad igual de fertilizar a cualquier tipo de óvulo, cuatro posibles uniones pueden llevarse a cabo:

1) Una célula espermática llevando un factor T se puede unir con un óvulo que lleva el factor T dando TT.
2) Una célula espermática llevando el factor T se puede unir con un óvulo que lleva el factor t, dando Tt.
3) Una célula espermática que lleva el factor t se puede unir con un óvulo que lleva el factor T, dando tT.
4) Una célula espermática llevando el factor t se puede unir con un óvulo que lleva el factor t, dando tt.

Puesto que la generación F_1 mostró que el factor T es dominante sobre el factor recesivo t, las primeras tres posibilidades de fertilización resultarían en plantas altas. Solamente la cuarta produciría una planta enana. Utilizando los conocimientos actuales de meiosis, podemos representar lo que pasó en el cruzamiento experimental de Mendel por medio de un diagrama (Fif. 14-9).

La hipótesis de Mendel provee una explicación inmediata para los resultados de un cruce entre dos ratones negros de F_1. Nótese que 961 ratones negros por 317 ratones castaños se aproximan bastante a una razón 3:1. Por lo tanto, se puede formular la hipótesis que el padre de F_1 produce dos tipos de espermatozoides; la mitad de ellos llevaría el factor B para el negro, y la mitad llevaría el factor b para castaño. La madre produciría dos tipos de óvulos, la mitad de ellos con el factor B y la otra mitad con el factor b. Dada una completa dominación del negro sobre el castaño, y que las posibilidades de fertilización están gobernadas por las mismas leyes del azar y de la probabilidad discutidas en la Sección 14-2, se puede esperar fácilmente una razón de tres a uno.

Como se ha expresado constantemente a través de este libro, una buena hipótesis no sólo debe explicar lo observado, sino también servir de base para predicciones acertadas. Por ejemplo:

Hipótesis: *Si...* en los ratones, los factores para pelaje negro y castaño se segregan en gametos y se recombinan en la fertilización de acuerdo con las leyes del azar y de la probabilidad,...

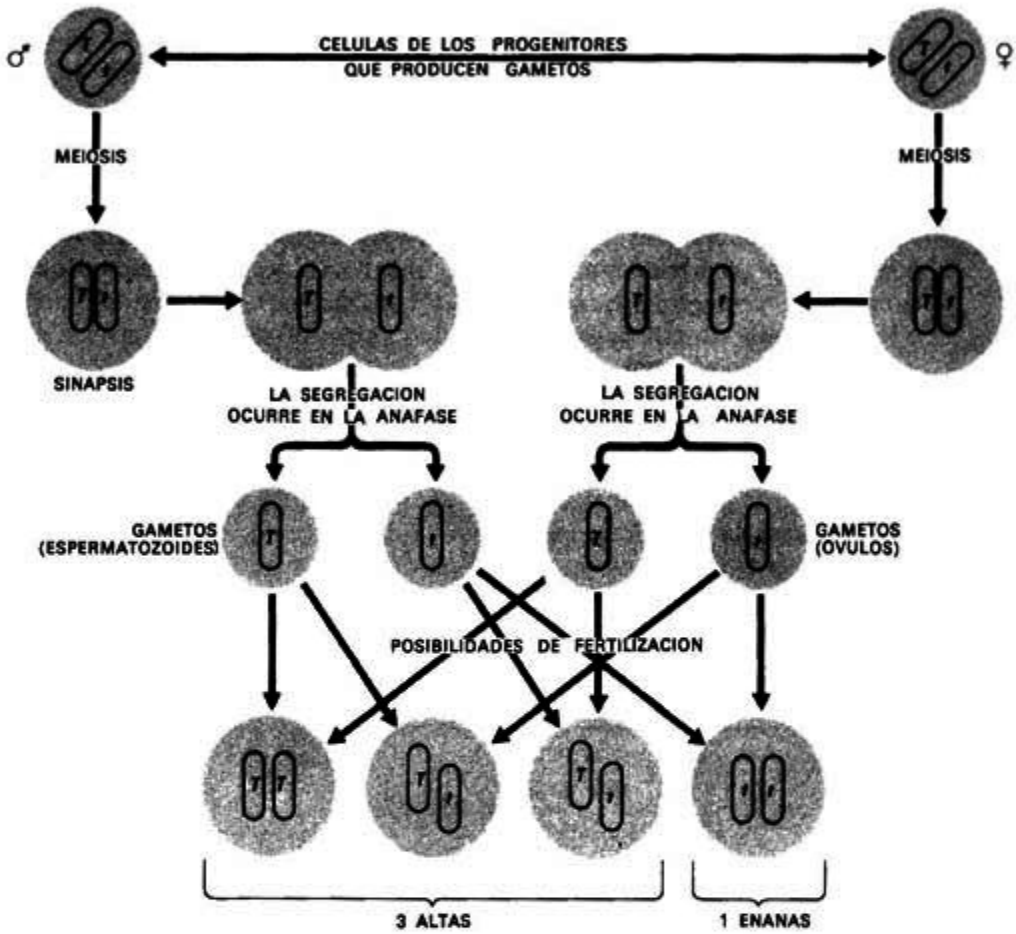


FIG. 14-9

Predicción: *entonces...* asumiendo una completa dominación del negro sobre el castaño, los cruces entre los ratones negros de la F_1 y ratones castaños deben producir una descendencia en la cual la mitad son negros y la mitad castaños.

Puesto que un ratón negro de F_1 es el resultado de cruzar un negro puro *(BB)* con un ratón castaño puro *(bb)*, debe llevar ambos factores para el color del pelaje *B* y *b*. La dominación del negro sobre el castaño hace que el animal sea negro. La mitad de los gametos que él producirá llevarán el factor *B* y la mitad llevarán el factor *b*. El ratón castaño, por otra parte, puede producir solamente gametos que lleven el factor *b*. Puesto que estos gametos tienen la misma probabilidad de unirse con cualquiera de los otros gametos, se esperaría una distribución de 50 % de ratones negros y 50 % de ratones castaños. Del cruce resultaron 833 descendientes, de los cuales 412 fueron negros y 421 castaños. Como la pequeña desviación en la razón predicha no tiene significado estadístico, estos resultados apoyan la hipótesis de Mendel. Más aún, gana importancia porque su generalización en relación con la herencia en una especie de plantas ha tenido éxito al extrapolarse a

especies animales. En realidad, se verá que los principios de la genética mendeliana juegan un papel en la herencia de muchas especies diferentes de organismos vivos. Porque como ya probablemente habrá sido obvio para el lector, lo que Mendel pensó que eran «factores» son las unidades hereditarias, los genes.

No todas las características se heredan en una manera tan simple como la altura y el enanismo en los guisantes, o los colores negro y castaño del pelaje de los ratones. En realidad, una herencia simple, en la que solamente intervienen un par de genes es la excepción y no la regla. Tampoco se necesita que una característica sea completamente dominante sobre la otra. Muy a menudo la combinación de genes diferentes tiende a producir grados variables de dominación **parcial** o **incompleta;** en este caso, el resultado es generalmente una mezcla de dos genes para producir una apariencia diferente.

En el cruzamiento de ciertos tipos de ganado se ve un ejemplo de dominación incompleta. Si un animal rojo se cruza con uno blanco, se produce un animal de un color intermedio, un ruano. No aparece ningún otro color; sin embargo, los cruces entre dos ruanos dan una razón de uno rojo a dos ruanos a uno blanco. Una vez más la genética mendeliana provee una explicación inmediata para los resultados (Fig. 14-10).

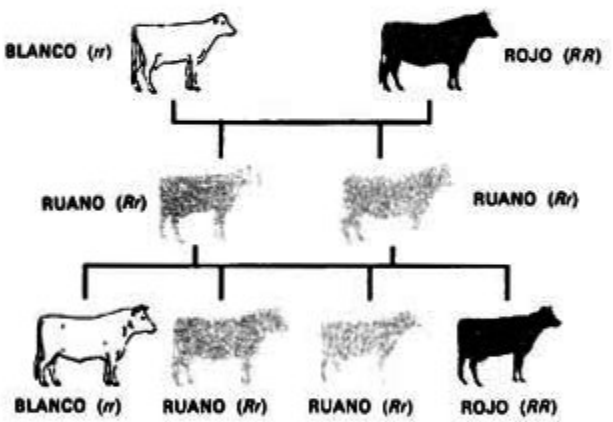


FIG. 14-10

Nótese que si la piel roja fuera dominante sobre la blanca (o viceversa), se obtendría una razón de 3:1. Sin embargo, puesto que los genes se modifican uno a otro para producir un color intermedio, se obtiene una razón 1:2:1. Más aún, en este caso los animales de F_1 se distinguen fácilmente de sus progenitores.

Puede notarse también que esta razón 1:2:1 es la misma que se obtiene al lanzar dos monedas simultáneamente. El número de veces que se obtienen dos caras, una combinación de una cara y una cruz, o ambas cruces, es 1:2:1, respectivamente. Más aún, se pueden utilizar las mismas matemáticas discutidas en la Sección 14-3 para predecir hechos como la aparición de características heredadas en la descendencia de organismos vivientes. Sin embargo, la aplicación de este principio se pospondrá por ahora.

Antes de Mendel se creyó ampliamente que las características heredadas representaban una mezcla de las características exhibidas por los padres. Sin lugar

a duda un niño mulato hijo de un matrimonio entre negro y blanco, apoyaba esta idea.

Se puede hacer notar de paso que la hipótesis que propone una mezcla de caracteres heredados es tan satisfactoria como la hipótesis de Mendel para explicar los resultados del cruce entre ganado rojo y blanco. Sin embargo, la generación F_2 da resultados que contradicen la hipótesis de la mezcla y apoyan la hipótesis de Mendel.

Algunas veces es más fácil determinar las posibles combinaciones que pueden ocurrir en la fertilización, organizando los gametos en una matriz o cuadrado de Punnett:

El cuadrado de Punnett no deja pasar por alto ninguna posible combinación de gametos, lo cual puede suceder fácilmente en cruces más complicados que tienen más de un par de genes. Sin embargo, no se debe olvidar que los símbolos representan gametos (espermatozoides y huevos) y los cigotes representan el organismo potencial en cuestión.

Una mirada rápida sobre la terminología genética facilitará la comprensión del material que sigue. Los genes que llevan factores hereditarios que contrastan se llaman **alelos.** Los alelos se colocan uno al lado del otro durante la sinapsis de cromosomas homólogos. Los genes T y t en las plantas de guisantes altas y enanas eran alelos. Los genes B y b en los ratones negros y castaños eran también alelos. En el caso del guisante, los genes alelos T y t llevan factores hereditarios que contrastan para el tamaño; en el ratón, los genes alelos B y b llevan factores que contrastan para el color del pelaje.

El término **homozigote** se usa para designar un individuo en el cual un par de genes son idénticos; si los genes son diferentes, el individuo es **heterozigote.** Por ejemplo, las plantas parentales de guisantes altas, utiizadas por Mendel tanto como las enanas, eran homozigotas, puesto que ambas contenían genes iguales para la altura (TT y tt, respectivamente). Sin embargo, $^2/_3$ de las plantas altas de la F_1 que llevaban el gene recesivo t para enanas eran heterozigotas (o híbridas), puesto que contenían genes que eran diferentes (Tt). En el experimento con los ratones, los ratones parentales negros utilizados en el primer cruce eran homozigotes (BB), lo mismo que los padres castaños (bb). Los negros de F_1, sin embargo, eran todos heterozigotes (Bb). Desde luego, un individuo puede ser heterozigote para un par de genes, pero homozigote para otros.

Se debe distinguir entre la *apariencia* de un organismo y los factores hereditarios o genes que pasan a sus descendientes, pues como se ha visto ya, uno puede estar encubierto por el otro. La apariencia registrada por medio de nuestros sentidos, se llama **fenotipo.** El fenotipo de la planta TT es la altura. El fenotipo de la planta Tt es también la altura. La planta con tt tiene un fenotipo enano. Similarmente,

los ratones *BB* y *Bb* tienen un fenotipo negro, mientras que los ratones *bb* tienen un fenotipo castaño.

Por otra parte, el código o clasificación dada a un organismo, basándose en los datos obtenidos en experimentos de cruzamiento es el **genotipo.** En otras palabras, mientras que el fenotipo es la clasificación de acuerdo con la apariencia, el genotipo es la clasificación de acuerdo con la constitución genética. Por ejemplo, los símbolos *TT* representan el genotipo para la planta de guisantes alta homozigota; el símbolo *Tt* representan el genotipo de una planta de guisante alta heterozigota. El genotipo de una planta enana es *tt*. De la misma manera, en los ratones castaños y negros hay solamente tres posibles genotipos para el color del pelaje; *BB*, *Bb* y *bb*.

Se debe distinguir entre fenotipo y genotipo, al registrar las razones obtenidas de un experimento de cruce genético. En los cruces entre ratones negros, heterozigotes de F_1, la razón fenotípica fue 3:1. Pero la razón genotípica fue un homozigote negro, dos heterozigotes negros y un homozigote castaño, o 1:2:1. En el cruce entre ganado rojo y blanco, que producía un fenotipo intermedio ruano, el cruce entre los ruanos de F_1 produjo una descendencia en la cual las razones fenotípica y genotípica eran idénticas.

14-6 DOS PARES DE GENES

Hasta aquí hemos considerado los principios de herencia mendeliana sencilla en cruces que envuelven un solo par de genes. Sin embargo, relativamente pocas características heredadas están influenciadas por un solo par de genes. Por ejemplo, los genes relacionados con la formación y funcionamiento apropiados de la glándula pituitaria no están directamente relacionados con el crecimiento del cuerpo. Sin embargo, si ellos no llevan a cabo el trabajo que se les asignó, se produce el enanismo. A menudo es difícil decir si un gene o genes determinados llevan una cierta característica. Es mucho más exacto verlo como la expresión de la interacción de muchos grupos de genes.

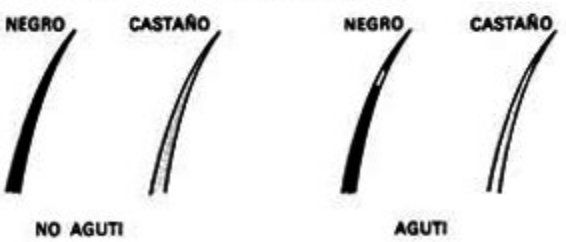
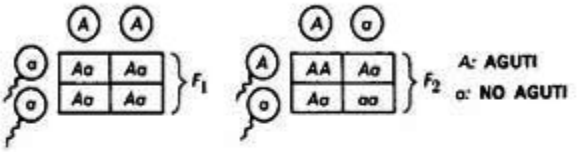


FIG. 14-11

En los ratones, además de la coloración negra y castaña, hay otro factor que influye sobre el color del pelaje. Este factor se conoce como condición **agutí.** Cuando la condición agutí se combina con negro, castaño, o algún otro color del pelaje, produce una característica de apariencia moteada (ver la lámina coloreada IV). Si se examinan los pelos separados del pelaje de los ratones agutís, se aclaran las razones para esta apariencia. Los pelos de un ratón completamente negro o castaño tienen el mismo color en toda su longitud. Los pelos del animal agutí tienen una banda transversal definida, cerca del extremo. (Fig. 14-11).

La herencia de la condición de agutí, como en el caso de la piel de color negro o castaño, depende de un par de genes, y es dominante. Por lo tanto, los cruzamientos entre ratones homozigotes agutís y ratones no agutís dan una F_1 que es toda agutí. Los cruces de animales agutí de la F_1 dan una razón de tres agutís a uno no agutí.



Esta razón 3:1 de negros a castaño o de agutís a no agutís en la F_2, se obtiene cuando las características se consideran *separadamente*. Pero supóngase que se consideran *juntas*. Considérese entonces un cruce entre un ratón agutí negro de pura cepa (genotipo *AABB)* y un ratón agutí castaño (genotipo *aabb)*. El negro, desde luego, es dominante sobre el castaño y el agutí sobre el no agutí. De acuerdo con esto, se predeciría que los ratones de la F_1 mostrarían ambas características dominantes, es decir, que serían todos negros agutís. Esto es precisamente lo que sucede. En una serie de experimentos, muchos cruces entre agutís negros y no agutís castaños produjeron una F_1 de 1.624 animales todos agutís negros.

¿Eran estos agutís negros de la F_1 genotípicamente iguales a sus padres dominantes? Si es así, entonces los cruces entre los ratones de la F_1 debería producir solamente ratones agutís negros. Sin embargo, la experiencia previa indica que los individuos F_1 no son puros, a pesar de que su apariencia es igual a la de sus padres agutís negros. La experiencia pasada también lleva a esperar una razón 3:1. *Pero, ¿tres a uno qué?* ¿Tres agutís negros a un agutí castaño?; ¿o tres no agutís negros a un agutí castaño? ¿Hay cierta justificación para asumir que el color negro siempre aparece ligado a la condición agutí y el castaño a la condición no agutí? Si no fuera así, entonces se debería admitir que se pueden obtener *cuatro* posibles tipos de ratones, en lugar de sólo dos, es decir, agutís negros, no agutís negros, agutís castaños y no agutís castaños.

Se hicieron muchos cruces de F_1, y se obtuvieron 1.625 ratoncitos. De éstos, 909 fueron agutís negros, 304 fueron no agutís negros, 299 fueron agutís castaños y 103 fueron no agutís castaños, una razón de 9:3:3:1.

Un examen más sobre el trabajo de Mendel provee una hipótesis para explicar esta razón 9:3:3:1. Mendel había notado que el color de la semilla era una diferencia heredada en los guisantes de jardín; algunas plantas tenían semillas amarillas; otras verdes. Los cruces entre productores de semilla amarilla y productores de semilla verde dieron plantas que producían sólo semillas amarillas. Mendel formuló la hipótesis de una dominación del amarillo sobre el verde, combinada con la segregación de factores de estos colores de semilla, y vio que de los cruces de la F_1 amarilla debería resultar una razón de tres amarillos a uno verde. Los resultados experimentales apoyaron esta hipótesis.

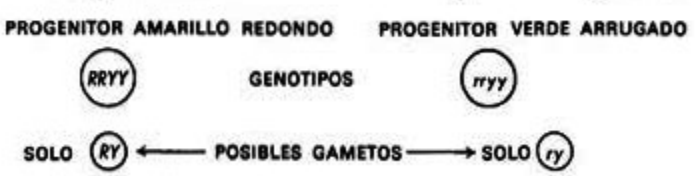
Sin embargo, Mendel también notó que las semillas de guisantes se diferenciaban en otra característica: algunas eran redondas y suaves, mientras que otras tenían una apariencia arrugada y marchita. Mendel encontró que los cruces entre

plantas que producían semillas redondas y plantas que producían semillas rugosas daban una F_1 de plantas que producían semillas redondas; por lo tanto, la redondez se debe a un gene dominante. Los cruzamientos entre plantas de la generación F_1 producían una razón de tres semillas redondas a una semilla arrugada.

Mendel consideró a la vez los factores de color y forma de semillas. El notó que los cruces entre variedades puras de plantas de guisantes—una con las características dominantes de semillas redondas y amarillas, y la otra con las características recesivas de semillas arrugadas y verdes— daban una F_1 fenotípicamente idéntica a la planta parental dominante; es decir, todas las plantas de F_1 producían semillas redondas y amarillas. Sin embargo, los cruzamientos entre las plantas de F_1 daban una razón de nueve plantas que producían semillas redondas amarillas a tres plantas que producían semillas verdes redondas, a tres que producían semillas amarillas arrugadas, a una que producía semillas verdes arrugadas. Nótese que las razones obtenidas por Mendel para los guisantes fueron las mismas que se obtuvieron para los ratones en los experimentos antes mencionados. Al interpretar sus resultados Mendel tuvo en cuenta la producción de gametos. Desde luego, Mendel no sabía nada sobre la meiosis, pero será muy beneficioso considerar su hipótesis a la luz de los conocimientos modernos sobre este proceso.

Recuérdese que cuando Mendel estuvo trabajando con una característica solamente, como la altura y lo enano de las plantas de guisantes, formuló la hipótesis de la existencia de un par de «factores» (genes) que se segregaban en la formación de gametos. Cuando él comenzó a trabajar con dos características, no tuvo problema en presumir la existencia de *dos* pares de genes; cada par estaría relacionado con la herencia de una de las dos características contrastantes (redonda arrugada y amarilla verde). Los miembros de cada uno de estos pares también se segregaban durante la gametogénesis; cada gene para el color de la semilla iría a un gameto diferente. Lo mismo sucedería con los genes para la forma de la semilla; éstos también irían a distintos gametos. Pero Mendel razonó: si la segregación de los genes para el color de la semilla es *enteramente independiente* de la segregación de los genes para la forma de la semilla, y ésta ocurre *completamente al azar*, entonces se pueden aplicar una vez más las matemáticas del azar y la probabilidad. Esto se conoce como la segunda ley de Mendel, la **ley de la distribución independiente.**

El primer cruce de Mendel se puede diagramar en la siguiente forma:



En donde: R = redondo, r = arrugado, Y = amarillo e y = verde. Puesto que cada progenitor puede producir solamente un tipo de gameto, hay solamente una posible combinación para la fertilización.

Nótese que las plantas de la F_1 de Mendel (que producen semillas redondas amarillas) difieren genotípicamente del progenitor que produce semillas amarillas redondas. Todas las plantas F_1 deben ser doblemente heterozigotas, o dihíbridas. Por lo tanto, las plantas F_1 producen gametos que no son iguales a los de sus progenitores homozigotes. Mendel hizo énfasis sobre la distribución completamente al azar de los genes alelos y sobre la distribución completamente independiente de los genes no alélicos. Teniendo esto en cuenta, es evidente que cada planta F_1 puede producir cuatro tipos de gametos:

PLANTA MASCULINA DE F_1 (RrYy) PLANTA FEMENINA DE F_1 (RrYy)

GAMETOS (RY) (Ry) (rY) (ry) GAMETOS (RY) (Ry) (rY) (ry)

Ahora hay varias posibilidades de fecundación, cada una determinada enteramente al azar. En los casos de sólo un par de genes los híbridos F_1 pueden producir solamente dos tipos de gametos. Por lo tanto, habían 2×2, o 4 posibilidades de fecundación. En casos de dominación completa, se obtenía una razón de tres a uno. Sin embargo, en este caso, cada individuo de la F_1 produce cuatro tipos diferentes de gametos. Las posibilidades de fecundación son por lo tanto 4×4, o 16. La razón 3:1 de los cruces monohíbridos da un número total de posibilidades de fecundación con un par de genes, de $3 + 1 = 4$. Lo mismo se aplica para la razón obtenida cuando se trata de dos pares de genes, porque $9 + 3 + 3 + 1 = 16$.

GAMETOS FEMENINOS DE LA GENERACION F_1	GAMETOS MASCULINOS DE LA GENERACION F_1			
	RY	*Ry*	*rY*	*ry*
RY	*RRYY* REDONDA AMARILLA	*RRYy* REDONDA AMARILLA	*RrYY* REDONDA AMARILLA	*RyYy* REDONDA AMARILLA
Ry	*RRYy* REDONDA AMARILLA	*RRyy* REDONDA VERDE	*RrYy* REDONDA AMARILLA	*Ryyy* REDONDA VERDE
rY	*RrYY* REDONDA AMARILLA	*RrYy* REDONDA AMARILLA	*rrYY* ARRUGADA AMARILLA	*rrYy* ARRUGADA AMARILLA
ry	*RrYy* REDONDA AMARILLA	*Rryy* REDONDA VERDE	*rrYy* ARRUGADA AMARILLA	*rryy* ARRUGADA VERDE

FIG. 14-12

La F_1 de un cruce dihíbrido se puede presentar en un diagrama utilizando el cuadrado de Punnett, como se muestra en la figura 14-12. Al contar los fenotipos se comprueba la proporción que se obtuvo experimentalmente: 9:3:3:1.

Mendel reconoció que su hipótesis tenía que servir para predecir resultados si quería que fuese aceptada por sus compañeros de ciencia. De acuerdo con esto, el cruzó plantas de genotipos conocidos.

Antes de obtener sus resultados experimentales, él determinó teóricamente los tipos de gametos que cada uno produciría y calculó las probabilidades de fecundación. Mendel obtuvo así las predicciones sobre los tipos de plantas y las proporciones de cada una que se esperaba que produjeran estos cruces.
Dos de estos cruces fueron los siguientes:

1) *Genotipo RrYy con RRYY.* Mendel formuló la hipótesis de que, de acuerdo con estos factores genéticos, el dihíbrido produciría cuatro tipos de gametos, *RY*, *Ry*, *rY* y *ry*. El otro produciría solamente gametos *RY*. En consecuencia, sin importar las combinaciones durante la fecundación, todas las semillas de las plantas resultantes serían redondas y amarillas.

   Resultados: 192 plantas de las cuales todas produjeron semillas amarillas redondas.

2) *Genotipo RrYy con rryy.* Mendel formuló la hipótesis diciendo que el dihíbrido produciría cuatro tipos de gametos *(RY, Ry, rY* y *ry)* y la otra planta solamente un tipo *(ry)*. Considerando todas las posibles combinaciones de fecundación, Mendel predijo cuatro tipos diferentes de plantas en números iguales.

   Resultados: 55 con semillas redondas amarillas, 51 con semillas redondas verdes, 49 con semillas arrugadas amarillas, y 53 con semillas verdes arrugadas.

Se necesitaría ser un escéptico como Santo Tomás para dudar de la validez de la hipótesis de Mendel, teniendo en cuenta las extraordinarias habilidades predictivas demostradas con estos cruces.

Para que el lector no pierda de vista la importancia de la parte que desempeñó el principio de probabilidad, vale la pena hacer énfasis en que la razón 9:3:3:1 se habría podido pronosticar con un método distinto. El cruce de dos individuos con un solo par de genes alelos *(Aa)*, en el cual el gene A muestra completa dominación, da una razón de 3:1. La misma razón se obtiene del cruce de dos individuos de genotipo *Bb*, siendo *B* completamente dominante. Si consideramos en conjunto ambos pares de genes en un cruce *(AaBb* × *AaBb)*, simplemente aumentamos el número de posibilidades de fecundación, de cuatro (la suma de 3:1) a 16 (la suma de 9:3:3:1). Si se asume, como hizo Mendel, que las posibilidades de fecundación son gobernadas enteramente por las leyes del azar y la probabilidad, debería aplicarse directamente el principio del producto de la probabilidad:

$$\begin{array}{r} 3:1 \\ \times\ 3:1 \\ \hline 9:3:3:1 \end{array}$$

y así lo hace.

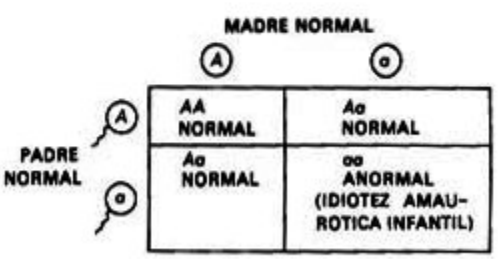
De este modo, al incorporar las leyes matemáticas del azar y de la probabilidad a la ciencia de la genética, Mendel proporcionó un fundamento sólido sobre el cual se podían basar todas las investigaciones posteriores en genética. Una vez que se ha determinado el tipo de interacción entre los genes (esto es, si muestran dominación, dominación incompleta, etc.) se pueden hacer predicciones aceptables en relación con las razones fenotípicas y genotípicas de la progenia.

14-7 DESARROLLO BINOMIAL Y GENETICA MENDELIANA

Gran parte de la utilización práctica de la genética se basa en su capacidad para predecir los fenotipos y los genotipos de plantas y animales en una progenie. Ciertamente, los experimentos comerciales de pareamiento tendrían muy poca utilidad si no fuera posible predecir con valor estadístico los tipos de descendientes.

De particular importancia para el hombre es la aplicación de esta capacidad predictiva a la **prognosis genética.** La prognosis genética se puede utilizar para predecir qué tipos de niños esperaría tener un matrimonio o una pareja que se va a casar. En algunos casos la información puede ser de poco interés; una pareja de personas de ojos azules probablemente no se preocupará mucho por saber que ellos no pueden tener un niño que tenga ojos oscuros. En otros casos, la pregunta puede ser más crítica. Generalmente no se desea traer al mundo a niños con herencias tales como sordera, epilepsia, debilidad mental o idiotez. Muchas parejas que probablemente tendrían niños con estas u otras afecciones tal vez lo pensarían dos veces antes de hacerlo. El público, en gran parte, ignora sobre los factores heredados, y es probablemente muy lamentable que muchas personas con historias de tales condiciones en su familia no aprovechen las ventajas de los servicios de un genetista entrenado en prognosis.

Tómese un ejemplo concreto. En el hombre, algunas veces hay una condición conocida, como idiotez amaurótica infantil, que produce deficiencia mental, ceguera, parálisis y muerte prematura. La condición es heredada como un carácter recesivo simple. Entonces padres normales cuyas historias familiares indican que son ambos heterozigotes para esta condición, pueden esperar que uno de cada cuatro de sus niños muestren esta condición. Supóngase que una pareja en tales condiciones consultara con un genetista experto. Dentro de sus planos de casarse, ellos quieren tener por lo menos tres niños. Sin embargo, ellos reconocen la posibilidad de que alguno de sus niños o todos ellos puedan sufrir esta condición; la pareja desea que el genetista le diga qué probabilidades existen de que los tres niños sean normales. Sabiendo que ambas personas son heterozigotes para idiotez amaurótica, el genetista les puede decir inmediatamente que tres cuartos de sus niños pueden ser normales. El siguiente cuadrado de Punnett ilustra esto:



Pero esto le dice muy poco a la pareja sobre el problema en el cual está interesada —las *probabilidades* de que los tres niños sean normales—. Tres cuartos de los tres niños es una cifra que no tiene significado para la mayoría de los padres, lo mismo que para casi todo el mundo.

En este caso, el principio del producto de la probabilidad provee una respuesta, con el desarrollo binomial $(a + b)^n$ en donde $n = 3$. Póngase $a =$ a las probabilidades de niños normales (esto es, $^3/_4$); y $b =$ a las probabilidades de niños anormales ($^1/_4$). Puesto que se trata de tres niños, se desarrollaría así:

$$(a + b)^3 = a^3 + 3a^2b + 3ab^2 + b^3.$$

En seguida tómese la porción del desarrollo binomial que tiene interés para el caso, es decir, la que representa los tres niños normales (a^3). Sustituyendo la fracción $^3/_4$, como está dada por el cuadrado de Punnett, se obtendrá:

$$a^3 = (^3/_4)^3 = {}^{27}/_{64}.$$

Por lo tanto, de 64 matrimonios como el presente, se esperaría que 27 mostraran una razón de tres niños normales a uno anormal. En consecuencia, las probabilidades de que esta pareja obtenga el número de familia deseada sin encontrar la condición desfavorable son menos de 50 a 50.

Agréguese otro ejemplo: supóngase que un instructor de biología quiere demostrar en su clase una razón mendeliana 3:1, cruzando dos ratones negros, ambos heterozigotes para castaño *(Bb)*. Si se obtiene una camada solamente de cuatro ratones, ¿cuáles son las probabilidades de que él demuestre esta razón?

Una vez más, volviendo al desarrollo binomial y procediendo así: $a =$ a las probabilidades para ratones negros, o sea $^3/_4$; $b =$ a las probabilidades para ratones castaños, o $^1/_4$. Como se trata de cuatro ratones, desarrollamos $(a + b)^n$, con $n = 4$:

$$(a + b)^4 = a^4 + 4a^3b + 6a^2b^2 + 4ab^3 + b^4.$$

Se desea saber qué probabilidades hay de obtener tres ratones negros y uno castaño, o en forma de símbolos tres a y una b. Por lo tanto, tómese el término que dé esta proporción en el desarrollo. Este es claramente $4a^3b$. Quitando este término de la expansión, se sustituye y resuelve así:

$$4a^3b = 4(^3/_4)^3\,(^1/_4) = 4(^{27}/_{64})\,(^1/_4) = 4(^{27}/_{256}) = {}^{108}/_{256} = {}^{27}/_{64}.$$

Según la respuesta se puede observar que el profesor es un poco optimista si espera obtener una demostración perfecta con tan pocos ratones*.

Las matemáticas del azar y la probabilidad tienen interés para el genetista puesto que le permiten predecir acertadamente no solamente los tipos de progenie que se pueden producir con determinados apareamientos, sino también las frecuencias de ciertos genotipos dentro de grandes grupos de individuos que se aparean. Tal información puede ser de interés vital para su genetista que está cruzando un gran número de animales, porque le permite seguir el patrón de herencia de un cierto gene. Es también muy importante para él, si está interesado en la presencia

---

* Más que optimista al esperar que el ratón hembra va a cooperar y a producir una camada de cuatro u ocho que se dividirían en una razón perfecta 3 : 1. Si el profesor tiene la bendita suerte del autor, el resultado será una camada de 12 ratones, todos castaños.

El hecho de que en ambos de nuestros ejemplos el resultado sea $\frac{27}{64}$ es coincidencial. Usted no debe esperar que todas las respuestas sean así.

de ciertas características dentro de segmentos grandes de una población humana. La aplicación de principios genéticos a gran número de organismos que se aparean se conoce como **genética de poblaciones,** un campo que ha llegado a ser una rama tremendamente útil en las ciencias biológicas. La genética de poblaciones es también importante en el estudio de la evolución, pues son las poblaciones las que evolucionan y no los individuos. Este punto recibirá más atención en el Capítulo 19.

14-8 CONCLUSION

En este capítulo se han discutido algunas de las aplicaciones de la genética a la salud humana y se ha hecho énfasis en el papel casi central que ha tomado la genética en la investigación biológica.

Las matemáticas del azar y la probabilidad se discutieron con cierto detalle; haciéndose énfasis en los desarrollos binomiales y en la manera como se aplican a situaciones de puro azar, como el movimiento de moléculas o el lanzamiento de monedas. Más tarde se aclaró la razón de esta discusión. La visión de Mendel sobre los problemas propuestos por los resultados de sus experimentos en el cruzamiento de guisantes de jardín fue esencialmente matemática. El reconoció que las mismas leyes de azar y probabilidad estaban actuando sobre la distribución de los factores que controlaban los fenotipos de los guisantes.

Al exponerse primero el problema del cruce de ratones para color del pelaje, y referirse luego al trabajo de Mendel para explicar los resultados se estaba siguiendo un patrón muy común en la ciencia. A menudo los científicos llevan a cabo experimentos cuyos resultados son incapaces de explicar. Luego, pueden investigar la literatura biológica para ver si algún otro investigador ha obtenido resultados similares y posiblemente ha propuesto una hipótesis para explicarlos.

Los «factores» de Mendel fueron los que más tarde se reconocieron como genes. Pero ¿qué es un gene? ¿Es una partícula definida en un cromosoma, que puede descubrirse simplemente observando más detenidamente? ¿Cómo ejercen los genes su influencia para producir una forma de pelaje agutí o una planta de guisantes alta? Estos son tópicos que se discutirán en el Capítulo 15.

EJERCICIOS

Cómo resolver los problemas de Genética

El estudio de la genética ha sido el castigo de muchos estudiantes de Biología, debido en gran parte a las dificultades que encuentran en la solución de los problemas. Por otra parte, algunos estudiantes a los que no les ha ido bien en cursos de Biología, de repente florecen en el estudio de la genética. Es difícil explicar por qué ocurren estas diferencias; posiblemente se deba a que los problemas de genética, por su naturaleza matemática, demandan un razonamiento muy preciso.

En general, las dificultades que se encuentran al trabajar con problemas de genética se deben, primero y sobre todo a la falta de organización por parte del estudiante. El lee el problema una y otra vez, y no escoge los hechos importantes para trabajar con ellos en una forma ordenada. Sin embargo, casi todos los problemas de genética que se encuentran en un curso básico de Biología, se pueden atacar de una manera simple y directa.

Los siguientes pasos ayudarán en la solución de los problemas de genética. Son aplicables tanto a los problemas del Capítulo 14 como a los del 15.

1) Determine el tipo de herencia con el cual se relaciona el problema; es decir, si se trata de dominación completa, dominación incompleta o algún otro tipo de herencia. ¿Se trata de uno, dos o más pares de genes? Generalmente esta información se da en el problema, y si no, se puede deducir de las razones fenotípicas de la descendencia.
2) Determine los genotipos de los individuos implicados.
3) Determine los tipos de gametos que puede producir cada progenitor. Organícelos en un cuadro de Punnett y llene en él los posibles genotipos de la progenie.
4) Cuente los fenotipos resultantes y expréselos en una razón. A menudo esto es todo lo que pide el problema.
5) Si se piden pronósticos probables, desarrolle el binomio $(a + b)^n$, utilizando la potencia apropiada para n. Substituya las fracciones dadas por el cuadrado de Punnett en el paso 4 y resuélvalo.

Problema ejemplo: En el hombre, la capacidad para degustar un material químico amargo, la feniltiocarbamida (PTC) se debe a un gene dominante T; la incapacidad para la degustación se debe al alelo recesivo t. Un hombre que puede degustar PTC, pero cuyo padre no pudo, se casa con una mujer que también puede degustar PTC, pero cuya madre no pudo.
a) ¿Qué proporción de niños tendrán la probabilidad de degustación de PTC?
b) Si ellos tienen cinco niños, ¿qué probabilidades hay de que cuatro de ellos fueran catadores y uno no lo fuese?

Paso 1. Determinamos que éste es un caso de simple dominación y que se trata solamente de un par de genes.
Paso 2. Determinamos que el genotipo del hombre debe ser Tt (puesto que es un catador debe tener por lo menos un gene T, pero como su padre no es degustador *(tt)*, y el individuo es el producto del espermatozoide del padre, debe tener también un gene t). De la misma manera la mujer debe ser Tt, puesto que su madre no es catadora *(tt)* y la mujer es un producto del óvulo de la madre.
Paso 3. Determinamos que el hombre y la mujer pueden producir cada uno dos tipos de gametos llevando ya sea un gene T o un gene t. Ahora los colocamos en el cuadrado de Punnett, así:

	T	t
T	TT	Tt
t	Tt	tt

Paso 4. Contamos los fenotipos. En este caso hay dos fenotipos, degustadores y no degustadores. La razón fenotípica en este caso es 3 : 1. Esta es la respuesta a la parte *(a)* es decir, $\frac{3}{4}$ son catadores.
Paso 5. Desarrollamos $(a + b)^n$ con $n = 5$, así:

$$a^5 + 5a^4b + 10a^3b^2 + 10a^2b^3 + 5ab^4 + b^5.$$

Poniendo a = catador y b = no catador, escogemos el término apropiado en el desarrollo que nos dé cuatro degustadores y uno no degustador, es decir, cuatro a y una b. El término que buscamos es claramente $5a^4b$.
Substituyendo en este término las fracciones del cuadrado de Punnett o sea $\frac{3}{4}$ catadores y $\frac{1}{4}$ no catador, obtendremos $5a^4b = 5\left(\frac{3}{4}\right)^4\left(\frac{1}{4}\right) = 5\left(\frac{81}{256}\right)\left(\frac{1}{4}\right) = 5\left(\frac{81}{1024}\right) = \frac{405}{1024}$ o sean 405 de 1024 probabilidades. Esta es la respuesta a la parte (*b*).

1. Suponga que Vd. tira cinco monedas simultáneamente, repitiendo la operación muchas veces. En 100 lanzamientos, ¿cuáles son las probabilidades de obtener: *(a)* cinco caras? *(b)* cuatro caras y una cruz? *(c)* tres caras y dos cruces? *(d)* dos caras y tres cruces? *(e)* una cara y cuatro cruces? *(f)* todas cruces?.
2. En el ejercicio 1, ¿cuál es el total de las contestaciones a las seis partes? ¿Qué significado tiene?

3. Una familia planea tener tres niños y quiere dos niñas y un niño. ¿Cuáles son las probabilidades de que ellos obtengan esta distribución?
4. La Familia Jones tiene ocho hijos, de los cuales todos son niñas, ¿cuál es la probabilidad de que el próximo hijo sea un niño?
5. ¿De cuántas maneras diferentes es posible obtener una distribución de cuatro caras y dos cruces en el lanzamiento simultáneo de seis monedas?
6. Se cruzaron un conejo moteado y un conejo de un solo color. El cruce produjo toda la descendencia moteada. Cuando se cruzaron los conejos de F_1, en la F_2 resultaron 32 moteados y 10 de un solo color. ¿Cuál de estas características está determinada por un gene dominante?
7. ¿Qué proporciones de los conejos moteados de F_2 en el ejercicio 6 serán heterozigotes? ¿Homozigotes? ¿Cuántos de los conejos de un solo color en la F_2 se esperaría que fueran homozigotes?
8. ¿Qué método sería más fácil para decidir cuál de los conejos moteados en el problema anterior son heterozigotes y cuáles homozigotes? ¿Hay algún otro método? Si es así, ¿cuál es?
9. Si cruzamos una planta de guisante alta heterozigota con una planta de guisante enana, qué proporción de la F_1 puede esperarse que sea alta?
10. Suponga que cruzamos una planta de guisantes enana con otra enana. ¿Qué proporción de la F_1 se puede esperar que sea enana?
11. Un ratón castaño se cruza con un ratón negro heterozigote. Si la madre tiene una camada de cuatro, ¿cuáles serían las probabilidades de que todos fueran castaños?
12. ¿Cuáles son los genotipos probables de los padres en un cruce que da una razón de 3 : 1? Una razón de 1 : 2 : 1? Una razón de 1 : 1? (use los símbolos *B* y *b*).
13. Un cruce entre dos ratones produce una F_1 con una razón de uno castaño y uno negro. ¿Cuáles son los genotipos probables de los progenitores? ¿De la progenie?
14. Un criador de ratones tiene una raza pura de ratón negro que normalmente se parea y produce sólo descendencia negra. Sin embargo, ocasionalmente, aparecen en la camada uno o dos ratones castaños. ¿Qué hipótesis formularía Ud. en cuánto a la causa de la aparición del color castaño en el pelaje? Si el ratón castaño se muere tan pronto como nace, ¿cuántas generaciones serían necesarias para eliminar completamente el gene castaño de la descendencia?
15. En los caballos, el negro se debe a un gene dominante *B*, el color marrón al alelo recesivo *b*. El trotar se debe a un gene dominante *T* y el paso a un alelo recesivo *t*. Un homozigote negro trotador se cruza con un caballo marrón de paso. ¿Qué tipo de potros resultarían de muchos cruces como éste, teniendo en cuenta el color del pelaje y el tipo de paso?
16. Si se cruzan dos de los animales de la F_1 obtenidos en el cruce del ejercicio 15, ¿qué tipos de descendientes producirían? ¿En qué proporciones se esperaría cada fenotipo?
17. En las aves de corral, el color negro se debe a un gene dominante *E* y el color rojo a su alelo recesivo *e*. La cabeza con cresta se debe a un gene dominante *C*, la cabeza sin cresta a su alelo recesivo *c*. Un ave macho rojo y con cresta, se cruza con una hembra negra y sin cresta. Producen una gran descendencia, la mitad de la cual es negra y con cresta, la otra mitad roja y con cresta. ¿Qué deduciría Ud. sobre los genotipos de los progenitores?
18. Se hace un cruce entre dos aves negras con cresta. La F_1 produce 13 descendientes en la siguiente proporción: siete negros con cresta; tres rojos con cresta; dos blancos sin cresta; uno rojo sin cresta. ¿Cuáles son los probables genotipos de los padres?
19. En el hombre, la aniridia es un tipo de ceguera que se debe a un gene dominante. La megrim es una condición que produce dolor de cabeza y es el resultado de un gene dominante diferente. Un hombre con aniridia cuya madre no era ciega, se casa con una mujer que sufre de megrim pero cuyo padre no la tenía. ¿Qué proporción de sus hijos presentaría *ambas* condiciones?
20. Suponga que una mujer que no es ciega, pero cuyos padres ambos sufrieron de aniridia, va a un genetista experto, en busca de consejo. Ella sufre la megrim que también la tenía su padre. Ella quiere saber qué probabilidades tiene de que sus hijos tengan aniridia y megrim. ¿Qué la diría el genetista?
21. En el perro de aguas, el color negro del pelaje se debe a un gene dominante *B*, el color rojizo a un alelo recesivo *b*. El factor para un solo color está en un gene dominante *S*, mientras que el moteado está en un alelo recesivo *s*. Una hembra blanca y negra se pareó con un macho de color rojizo. La camada fue de cinco perritos: uno negro, uno rojizo, uno blanco y negro y dos rojizos y blancos. ¿Cuáles son los genotipos de los padres?

22. En la planta calabaza de verano, la fruta sin color se debe a un gene dominante *W*, la fruta con color se debe a su alelo recesivo *w*. La fruta en forma de disco se determina por un gene dominante *S* y la fruta en forma de esfera por su alelo recesivo *s*. ¿Cuántos genotipos podrían tener las plantas de calabaza en cuanto al color y forma de la fruta? ¿Cuántas categorías de fenotipos se podrían esperar de estos genotipos? ¿Cuántos genotipos homozigotes diferentes son posibles? ¿Qué razones fenotípicas se esperarían del cruce entre dos plantas heterozigotas?

LECTURAS SUGERIDAS

LEVINE, R.P., *Genetics* (New York.: Holt, Rinehart and Winston, 1962). Este libro cubre la genética moderna, incluyendo investigaciones moleculares y microbianas.

LEVINSON, HORACE, *Chance, Luck and Statistics* (New York.: Dover Press, 1963). Un libro bien escrito que discute las probabilidades en muchos tipos de juegos. Este libro es muy recomendado para cualquier estudiante que esté interesado en la teoría de la probabilidad.

SNYDER, L.H. y P.R., *Principles of Heredity* (Boston: D.C. Heath and Company, 5.ª edición, 1957). Un libro sobre genética excepcionalmente bien escrito

CAPITULO 15

GENETICA II: DE MENDEL A LAS MOLECULAS

15-1 INTRODUCCION

Una buena hipótesis debe explicar el fenómeno con el cual se relaciona. La hipótesis de Mendel, que comprende la segregación y separación al azar de los «factores» genéticos, se relaciona con la herencia de las características que contrastan en los guisantes (plantas altas y enanas, semillas redondas y arrugadas, etc.). En realidad, su hipótesis explicó muy delicadamente los resultados; también le permitió predecir exactamente las razones de los fenotipos resultantes en la descendencia de cruces entre plantas de genotipos conocidos.

Sin embargo, una hipótesis realmente buena sobre la herencia debe ser aplicable a más de una clase de organismos y aplicable también a más de unas pocas características hereditarias simples. La hipótesis de Mendel cumple con el primero de estos factores, puesto que explica la herencia de variaciones de pelaje en los ratones. Pero esto es todavía una situación hereditaria simple, que solamente encierra la actividad de unos pocos pares de genes. En este capítulo se dirigirá la atención a la aplicación de la hipótesis de Mendel a situaciones heredables más complejas. Y, más importante todavía, se estudiarán las dos preguntas fundamentales de la genética moderna: ¿qué es el gene y cómo trabaja?

15-2 LIGAMIENTO

Mendel propuso un modelo puramente intelectual, basado en factores de segregación y separación al azar, para explicar las razones fenotípicas que él observó en las plantas de guisantes. Más tarde, se vio que el comportamiento de los cromosomas durante la meiosis era paralelo al comportamiento de los factores hipotéticos de Mendel y, por lo tanto su modelo intelectual parecía ser real.

El íntimo paralelismo entre el comportamiento de los factores de Mendel (es decir, los genes) y el comportamiento de los cromosomas durante la meiosis podría llevar a la hipótesis tentativa de que un gene y un cromosoma son una misma cosa.

Hipótesis: *Si...* un cromosoma es lo mismo que un gene,...

Predicción I: *entonces...* el cromosoma debe mostrar segregación durante la gametogénesis, y...

Predicción II: *entonces...* los miembros de pares separados de cromosomas homólogos deben mostrar en los presuntos gametos una segregación independiente y al azar.

Ambas predicciones se verifican. Experimentalmente, sin embargo, otras observaciones no parecen estar de acuerdo con esta hipótesis. El número de cromosomas es la más obvia. Un zorro rojo, por ejemplo, tiene solamente 34 cromosomas. Es difícil imaginar que todas sus características hereditarias estén controladas por 17 pares de genes solamente. Más aún, el zorro ártico tiene 52 cromosomas. No se pronosticaría una variación tan grande en el número de «cromosomas-genes» entre estas formas tan íntimamente relacionadas. Finalmente, parece que no hay un principio conveniente que apoya la variación en el número de cromosomas entre organismos de posición evolutiva bastante diferente; este hecho se hace extremadamente difícil de explicar si nosotros aceptamos la hipótesis de que cromosoma y gene son una misma cosa. Por ejemplo, es difícil ver por qué una radiolaria unicelular tiene 1.600 cromosomas-genes, mientras que un cangrejo de mar tiene 200, y un hombre solamente 46.

Hay una forma muy simple y obvia de salir de este dilema. La hipótesis de que un cromosoma y un gene son una misma cosa debe modificarse para proponer que *un cromosoma representa varios genes y que estos genes están localizados en un orden lineal definido a lo largo de él.*

La primera porción de esta hipótesis, que un cromosoma representa varios genes, elude muy bien las objeciones en contra de la hipótesis de un gene, un cromosoma. La segunda porción, relacionada con la colocación de los genes en el cromosoma, es algo muy diferente. Esta hipótesis implica necesariamente ciertas predicciones:

Hipótesis: *Si...* hay varios genes localizados en un cromosoma,...

Predicción: *entonces...* ciertas características deben tender a heredarse juntas.

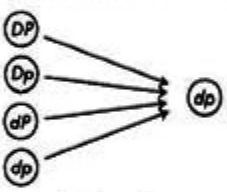
La razón para esta predicción se hace clara si los cromosomas se observan como un collar de cuentas en el cual cada cuenta representa un gene. Puesto que estos genes están todos unidos (o *ligados)* este modelo hipotético predice que *adonde vaya un gene en un cromosoma, todos los demás genes irán con este cromosoma.*

Tratando de encontrar apoyo para esta hipótesis, es razonable preguntar si hay algún caso en el que se haya establecido definitivamente que una característica genética siempre aparezca con otra. Es fácil pensar por intuición que estos casos existen. En el hombre, por ejemplo, generalmente asociamos la presencia de pecas con los cabellos rufos o rojizos. Se podría proponer, entonces, que los genes que inducen las pecas y los que inducen los cabellos rojos están ligados, es decir, que

están en el mismo cromosoma. Sin embargo, el hombre tiene muchos cromosomas, y puesto que en el hombre no se pueden hacer apareamientos experimentales, es, pues, difícil establecer estos ligamientos.

En consecuencia, se hace necesario recurrir a un organismo que tenga menos cromosomas y que se adapte más fácilmente al apareamiento controlado. Un organismo así puede ser la planta de tomate, que tiene 12 pares de cromosomas. En los tomates, la condición para la altura es producida por un gene dominante *D;* la condición para lo enano es producida por su alelo recesivo *d*. La epidermis suave se debe a un gene dominante *P;* la epidermis pubescente (con vellos) se debe a un alelo recesivo *p*. Como se pronosticaría, los cruces entre plantas homozigotes altas suaves *(DDPP)* y plantas enanas pubescentes *(ddpp)* producen una F_1 de plantas todas altas suaves (genotipo *DdPp)*. De aquí que, hasta ahora, están apoyadas la primera y segunda leyes de Mendel sobre la segregación y distribución al azar.

Supóngase ahora que se hace un cruce entre una planta de tomate alta suave de la F_1 y una planta de tomate enana pubescente. La planta alta suave de la F_1 con genotipo *DdPp*, debe producir cuatro tipos de gametos, *DP*, *Dp*, *dP* y *dp*. La planta enana pubescente debe producir solamente un tipo de gameto, *dp*. Entonces, las posibilidades de fertilización son:



que deben dar una razón de una planta de tomate alta suave, a una alta pubescente, a una enana suave y a una enana pubescente.

Hecho este cruce, resultaron 112 plantas. De éstas, 54 eran plantas altas suaves y 58 plantas pubescentes enanas, una razón aproximada de 1:1.

Estos resultados contradicen claramente la segunda ley de Mendel, porque no se ha realizado la distribución al azar de los factores para altura y para textura de la cáscara. En lugar de esto, siempre que el factor para altura estaba presente, también lo estaba el factor para cáscara suave. En la misma forma, cuando el factor para pequeñez estaba presente, también lo estaba el factor para pubescencia. Este resultado, con una razón de 1:1 para plantas altas suaves y enanas pubescentes, se puede predecir con una hipótesis que suponga que los genes para altura y suavidad de la cáscara estaban localizados en el mismo cromosoma, es decir, que estaban ligados. De acuerdo con esta hipótesis, los genes para pequeñez y cáscara pubescente deben también estar ligados.

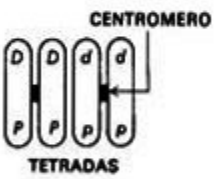
Los resultados experimentales que acabamos de citar son parecidos a los resultados obtenidos para otras características heredadas en otras plantas y animales. Estos resultados definitivamente apoyan la hipótesis del ligamiento genético y obligan a imponer una fuerte limitación a la segunda ley de Mendel: *los gases se distribuyen al azar únicamente cuando están localizados en cromosomas separados*. Entonces, en muchos organismos y especialmente en aquellos que tienen pocos cromosomas, el ligamiento de genes va a ser la regla en lugar de la excepción.

15-3 LIGAMIENTOS ROTOS

Si se hace muchas veces el mismo cruce entre una planta de tomate alta suave, de la F_1 y una planta enana pubescente, aparecen algunas plantas altas pubescentres y enanas suaves. En una descendencia de 402 individuos una alteración típica de los fenotipos será la siguiente: 198 altas suaves, ocho altas pubescentes, seis enanas suaves, 190 enanas pubescentes. Aparentemente, no hay otra manera de explicar la aparición de estas pocas plantas altas pubescentes y enanas suaves, que asumir que ocasionalmente *el eslabonamiento se rompe*. Sin embargo, esta suposición no es suficiente por sí misma. Debe irse más allá y formular la hipótesis de que no solamente se ha roto el eslabonamiento (es decir, que se han roto los cromosomas), sino que en realidad los pedazos divididos deben intercambiarse entre los pares de cromosomas homólogos. Esta hipótesis, propuesta para explicar la aparición ocasional de fenotipos que sería imposible de pronosticar con una hipótesis de ligamiento no modificado, nos lleva a examinar el comportamiento mismo de los pares de cromosomas homólogos. ¿Se dividen alguna vez? Y si es así, ¿intercambian los pedazos el uno con el otro?

Se recordará que en el Capítulo 13 la respuesta a ambas preguntas era afirmativa. Antes de la primera división meiótica, durante la formación de tetradas, los cromosomas homólogos se entrecruzan el uno con el otro y ocasionalmente intercambian segmentos. Lo que ha debido suceder con las plantas de tomate se puede ver así:

La mayor parte del tiempo:



Por lo tanto, solamente se producen los gametos *DP* y *dp*. Sin embargo, ocasionalmente,

Por lo tanto se producen unos pocos gametos *Dp* y *dP*, lo mismo que gametos *DP* y *dp*.

Se puede observar bajo el microscopio el entrecruzamiento de cromosomas homólogos dentro de las células vivas. Una vez más se encuentra que un modelo hipotético construido para explicar las razones genéticas observadas, tenía realidad física en el verdadero comportamiento de los cromosomas.

15-4 CONSTRUCCION DE MAPAS

Hasta aquí, nuestro modelo tentativo que compara la relación cromosoma-gene con un collar de cuentas ha sido solamente un modelo. No obstante, ésta ha sido una obra útil. No se han citado resultados experimentales que la contradigan y expliquen bastante bien el fenómeno de ligamiento genético. Sin embargo, tal vez intuitivamente, hemos hecho una suposición muy básica. A partir del concepto de un ordenamiento lineal de genes, a lo largo del cromosoma se origina un segundo concepto de *orden en los genes*. Se asume que los genes están organizados en los cromosomas siguiendo algún tipo de patrón, y que este patrón debe ser constante entre un cromosoma homólogo y el otro. En otras palabras, si en una planta de tomate, el gene A está localizado al final del noveno par de cromosomas, el mismo gene A no estaría localizado en la mitad del noveno par de cromosomas en otra célula de la misma planta o aun en otra planta de la misma especie. Esta suposición de orden en los genes, tal vez, tiene su origen en principio de una generalización inductiva basada en muchas observaciones de sistemas vivientes. Todos estos sistemas muestran un alto grado de organización y de orden.

Para resumir, el genetista supone que cada gene tiene una posición específica o **locus** (plural **loci**) en un cromosoma particular. Por lo tanto, se podría obtener una información muy rica y útil si se pudiera encontrar un locus específico para un gene específico. El proceso de identificación de los loci de los genes se llama **mapeo.**

El mapeo de las posiciones de los genes no es tan difícil como parece ser. En realidad, al suponer un orden de genes constante en los cromosomas, y al admitir que ocurre el entrecruzamiento, se puede casi con certeza determinar las posiciones de ciertos genes con relación a otros. Puesto que si los genes están localizados en un orden lineal constante en un cromosoma, la distancia entre dos genes y el número de entrecruzamientos que ocurran entre ellos deben estar en proporción directa.

Haciendo uso de una analogía, imagínese dos cuerdas, cada una de las cuales tiene dos nudos colocados a una cierta distancia el uno del otro. Si las cuerdas se lanzan a la vez contra el rincón de una habitación, posiblemente quedarán la una sobre la otra en uno o más puntos. Es evidente que habrá más entrecruzamientos de las cuerdas entre los nudos si éstos están apartados que si están muy cerca uno del otro. Habrá muchos extrecruzamientos entre los nudos si éstos estás colocados en los extremos de las cuerdas. Si los nudos están uno al lado del otro, los entrecruzamientos entre ellos serán escasos.

Desde luego, también los cromosomas homólogos se entrecruzan entre sí. Y, como se ha visto ya, tales entrecruzamientos producen ocasionalmente un cambio de segmentos entre los pares de cromosomas. Cuando esto sucede se rompe el ligamiento entre ciertos genes y se originan nuevas posibilidades de gametos. Cuanto más gametos haya, mayor será la proporción de descendientes que muestran fenotipos con entrecruzamiento. De este modo, este porcentaje da una medida directa del número de entrecruzamientos cromosómicos, que, a su vez, da una medida directa de la distancia entre los genes en cuestión.

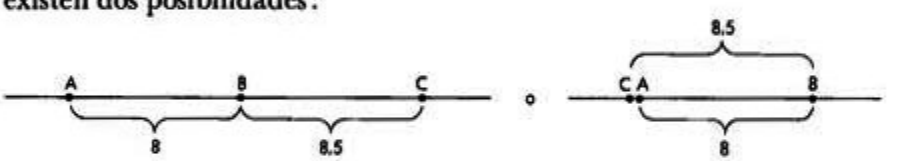
Supóngase, por ejemplo, que los genes A, B, C y D están eslabonados. Al hacer

muchos cruces experimentales y registrar los fenotipos de la descendencia, se determinan las siguientes frecuencias de entrecruzamiento:

ENTRECRUZAMIENTO ENTRE GENES	*A y B*	*B y C*	*C y D*	*A y C*	*B y D*
FRECUENCIA DE ENTRECRUZAMIENTOS, %	8	8,5	18,5	16,5	10

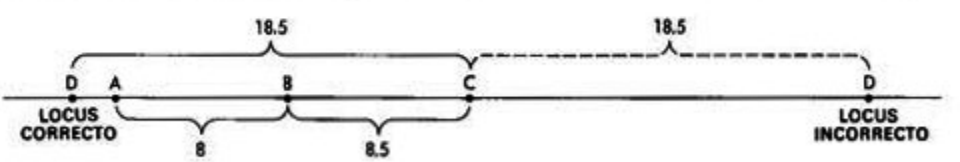
Esta información nos permite hacer un mapa de los loci de cada gene en relación con los otros. Haciendo que una línea represente el cromosoma, asignamos posiciones arbitrarias a los genes A y B, basándonos solamente en que el cálculo de la distancia entre ellos es 8 «unidades del mapa», siendo cada unidad del mapa igual a un 1 % en la frecuencia de entrecruzamiento.

Los genes B y C tienen un 8,5% de frecuencia de entrecruzamiento. Claramente existen dos posibilidades:



La posibilidad del primer locus predice una frecuencia de entrecruzamiento de unos 16,5% entre A y C; la segunda, solamente 0,5%. Puesto que en los cruces experimentales se ha establecido ya la frecuencia como 16,5%, se deduce que al primer locus escogido para C debe ser el correcto.

El locus para el gene D debe estar a 18,5 unidades del mapa del gene C, porque la frecuencia de entrecruzamiento entre ellos es 18,5%. Desde luego, hay dos loci que satisfacen esta exigencia, pero sólo uno, el que coloca el gene D cerca al gene A, está de acuerdo con el 10% de frecuencia de entrecruzamientos encontrados para los genes B y D. De aquí que el mapa cromosómico final para estos genes es:



Nótese que podemos verificar más ampliamente la validez de nuestra escogencia del locus para el gene D, llevando a cabo más cruces experimentales y registrando el porcentaje de entrecruzamiento entre los genes A y D. El locus escogido predice una frecuencia de entrecruzamiento del 2%, el otro locus predice una frecuencia de entrecruzamiento de 35%. Los datos resultantes de los pareamientos dan una frecuencia de entrecruzamiento de un 2%, apoyando claramente nuestra escogencia para el locus del gene D.

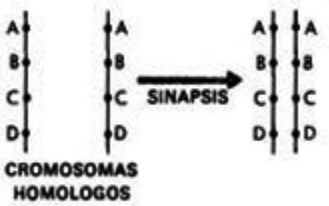
Utilizando estos métodos de razonamiento, los científicos han construido los mapas cromosómicos de muchos organismos. Desde luego, los que mejor se conocen son los de aquellos organismos que tienen un número cromosómico bajo y que han sido ampliamente utilizados en cruces experimentales (la mosca de la fruta, con 4 pares de cromosomas; el maíz, con 10 pares; el tomate, con 12 pares; el ratón, con 10 pares). Como sería de esperar, el hombre tiene relativamente pocos genes cuyos loci se conocen.

Nótese que todo este razonamiento es indirecto. El genetista lanza la hipótesis de que un gene está en un cromosoma en un locus particular en relación con otros genes, porque, al hacer esto, él puede explicar los fenómenos observados en los cruces y hacer predicciones exactas en relación con cruces futuros. Al hacer mapas de las relaciones entre los genes de un cromosoma el genetista está simplemente construyendo un valioso modelo hipotético.

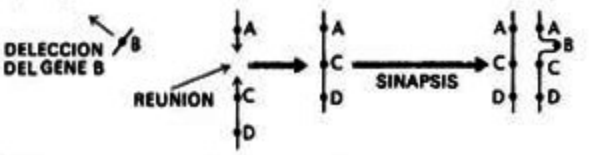
15-5 ABERRACIONES CROMOSOMICAS

De vez en cuando un pedazo que se desprende de un cromosoma no se une a otro cromosoma y simplemente se pierde. Estos casos, que son llamados **supresiones** o **deleciones,** ofrecen una oportunidad única para descubrir un locus genético. Por ejemplo, si la ausencia de un segmento dado de un cromosoma siempre está acompañado por cierta deficiencia fenotípica, es razonable suponer que el gene, que es normalmente responsable de prevenir esta deficiencia, está localizado en el pedazo que falta.

Una supresión también puede producir evidencia de la distribución lineal de los genes en el cromosoma. Suponiendo linealidad de genes en cromosomas homólogos, los genes que influyen sobre la misma característica se aparearán unos con otros durante la sinapsis, antes de la primera división meiótica.

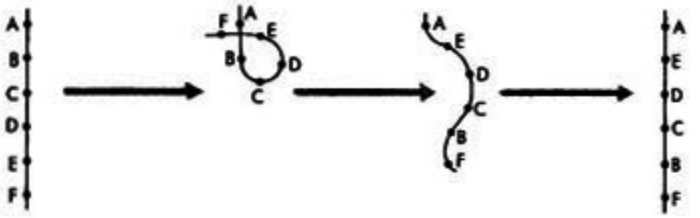


Supóngase que uno de los homólogos tiene una deleción del gene B. Para que los genes similares se pareen, debe formarse una figura rara durante la sinapsis. Por ejemplo:

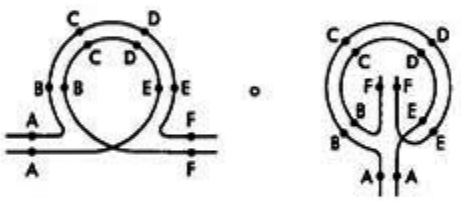


Estas figuras sinápticas se han observado en cromosomas después de que ha habido la deleción de un segmento de un cromosoma. Este hecho, definitivamente, apoya la hipótesis de que los genes están organizados en una forma lineal en los cromosomas.

Ocasionalmente se puede romper todo el segmento medio de un cromosoma y reunirse en una posición completamente inversa:



Este hecho se conoce como una **inversión.** Puesto que es casi imposible que el homólogo de un cromosoma invertido sufra una inversión similar, podemos predecir que el cromosoma debe sufrir grandes contorsiones antes de que se produzca una sinapsis apropiada. Usando una línea como modelo de los cromosomas y teniendo uno de ellos la inversión que se mostró antes, hay por lo menos dos posibilidades teóricas de figuras sinápticas que se pueden dibujar así:



Estas figuras sinápticas de post-inversión han sido, en realidad, observadas en el maíz. De nuevo este hecho apoya drásticamente la hipótesis de la distribución lineal de genes en el cromosoma.

15-6 GENETICA: LA ERA DE LA MOSCA DE LA FRUTA

En el período entre 1910 y 1940, los genetistas se interesaron en la mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster*, para un estudio intenso sobre las bases cromosómicas de la herencia. Este pequeño insecto que se observa a menudo alrededor de las frutas en descomposición, tiene un ciclo de vida corto (aproximadamente dos semanas) y se puede criar fácilmente en el laboratorio. La *Drosophila* tiene además un número bajo de cromosomas (cuatro pares) y cada par se puede distinguir de los demás. Finalmente, lo más importante es que la *Drosophila* muestra centenares de características hereditarias que son variables.

Una de estas características es la de las alas vestigiales. Las moscas con esta característica tienen solamente muñones en donde deberían estar las alas (Figura 2-3). La condición es causada por la presencia de un solo par de genes recesivos, todos los cruces entre vestigiales dan solamente rudimentarias, mientras que los cruces entre moscas puras con alas y vestigiales producen una descendencia de todas con alas. El cruce entre individuos de F_1 da la razón ya conocida de tres fenotipos dominantes a uno recesivo.

Un gran centro para la investigación de la mosca de la fruta fue el laboratorio de Thomas Hunt Morgan (1866-1945) y sus asociados en la Universidad de Co-

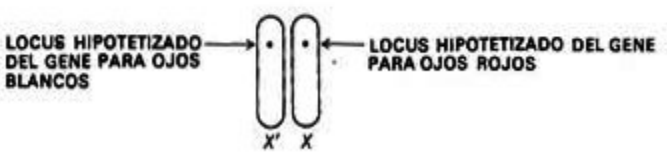
lumbia. Fue en gran parte su trabajo el que, hablando genéticamente, hizo de la *Drosophila melanogaster* el organismo multicelular más conocido en el mundo. Una parte del trabajo de Morgan se enfocó hacia la herencia del color de los ojos en la *Drosophila*. El insecto silvestre, o regular, tiene ojos rojos. Un día apareció en el laboratorio de Morgan una mosca macho de ojos blancos. Se cruzó con una hembra de ojos rojos y la progenie resultante fue toda de ojos rojos. El cruce de F_1 dio una razón de tres moscas de ojos rojos a una de ojos blancos. Sin embargo, se notó que *todas las moscas con ojos blancos eran machos.*

Puesto que ya se había formulado la hipótesis sobre la localización de los genes en el cromosoma, era razonable tratar de encontrar diferencias entre los cromosomas de los machos y de las hembras en la mosca de la fruta para explicar la relación entre ojos blancos y el carácter masculino. Morgan estaba ya familiarizado con esta diferencia. En la mosca macho, hay un par de cromosomas que es marcadamente diferente de los otros tres pares. Este par está formado por un cromosoma de apariencia normal, el cromosoma X, y por uno corto y torcido, el cromosoma Y. En la hembra se encuentran dos cromosomas X que hacen pareja*.

Morgan notó inmediatamente que la aparición de machos de ojos blancos en la generación F_2 se podía explicar postulando que el gene para color blanco era recesivo y estaba localizado en el cromosoma X. El cromosoma Y, al ser más corto, no tenía un locus para el gene. Entonces bastaba la presencia de un solo gene para ojos blancos para que los machos tuvieran ojos blancos, puesto que no estaba presente ningún gene dominante para ojos rojos que lo encubriera:

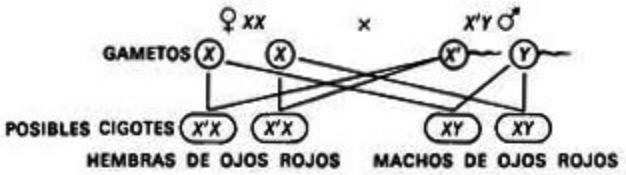
(El símbolo prima (') en el X indica la presencia del gene recesivo para ojos blancos.)

En la hembra, que tiene dos cromosomas X no aparecerían los ojos blancos. Aunque en un cromosoma estuviera presente el gene para ojos blancos, sería encubierto por el alelo dominante de ojos rojos, presente en el otro cromosoma. Esta hembra tendría todavía los ojos rojos:

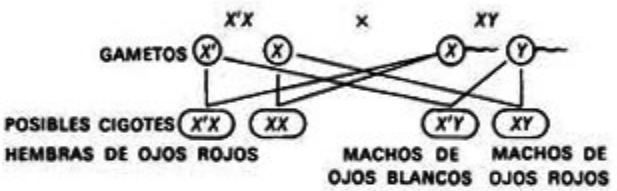


* En el tiempo en que Morgan trabajó con la característica de ojos blancos, el cromosoma Y no se había descubierto. Por lo tanto, Morgan asumió que el cromosoma X no tenía un homólogo en el macho. De acuerdo con la hipótesis que él propuso, la presencia o ausencia de un cromosona Y tenía muy poca importancia, y, por lo tanto, al examinar la hipótesis de Morgan debemos asumir que él estaba familiarizado con el cromosoma Y.

Morgan se imaginó así el primer cruce de un macho de ojos blancos con una hembra de ojos rojos:



El cruce entre las moscas de la F_1 producía una razón de tres moscas rojas a una de ojos blancos. Los ojos blancos aparecían solamente en los machos.



En consecuencia, la hipótesis de Morgan, que localizaba el locus del gene recesivo para ojos blancos en el cromosoma *X*, explicaba muy bien sus resultados experimentales. Pero también predecía la posibilidad de obtener hembras de ojos blancos.

Hipótesis: *Si*... el locus del gene recesivo para ojos blancos está en el cromosoma *X*,...

Predicción: *entonces*... los cruces entre machos de ojos blancos *(X'Y)* y hembras de ojos rojos cuyos padres tuvieron ojos blancos *(X'X)* deben producir una razón de 1:1 de moscas de ojos rojos y de ojos blancos. La mitad de las moscas de ojos blancos deben ser hembras.

En una forma diagramática:

	X'	*X*
X'	*X'X'* HEMBRAS DE OJOS BLANCOS	*X'X* HEMBRAS DE OJOS ROJOS
Y	*X'Y* MACHOS DE OJOS BLANCOS	*XY* MACHOS DE OJOS ROJOS

Los experimentos verifican la predicción y apoyan la hipótesis.

En el hombre, tanto la ceguera para los colores rojo y verde, como la hemofilia (una condición en la que la sangre no se coagula apropiadamente) son condiciones heredadas. Al estudiar las historias familiares se demuestra que son condiciones recesivas, que son raras en las mujeres y que se transmiten a los nietos de un hombre a través de sus hijas. La hipótesis de Morgan, diseñada solamente para explicar la herencia de la condición de ojos blancos en *Drosophila*, explica también la

herencia de la ceguera al color verde y rojo y la hemofilia en el hombre. Su trabajo no es sino uno de los muchos ejemplos de investigación básica que resultan en beneficios imprevistos para el hombre.

15-7 EPISTASIS

Ciertas razas de aves tienen plumas en las patas, mientras que otras no las tienen. Los cruces entre aves calzadas y no calzadas producen descendencia calzada. Sin embargo, una hipótesis que suponga que un par de genes influye sobre la herencia de las plumas, no puede sostenerse, porque los cruces entre las aves calzadas de la F_2 no dan la razón predicha de tres aves calzadas a una no calzada. En su lugar, se obtiene una razón de 15:1. La expresión de esta razón obtenida en dieciseisabos en lugar de cuartos hace evidente que se trata de dos pares de genes en lugar de uno. Hemos visto ya casos de dominación completa con dos pares de genes no ligados, y en estos casos la razón fue 9:3:3:1. Por lo tanto, debe proponerse una hipótesis para explicar la desviación 15:1.

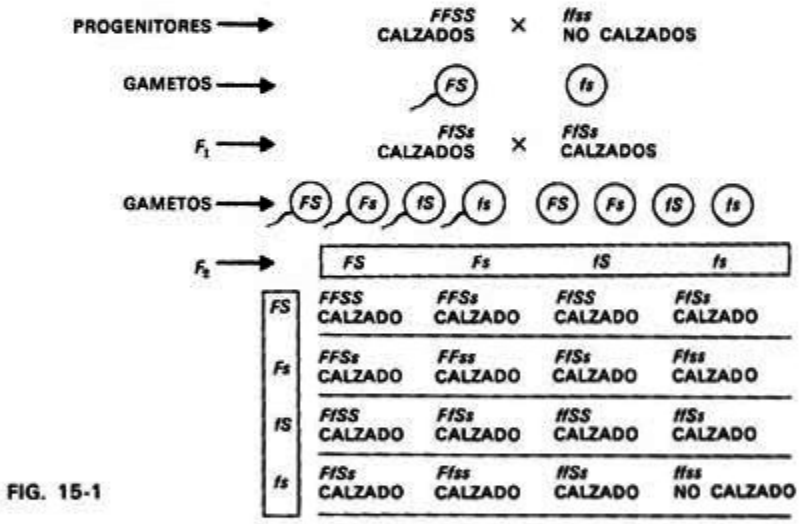


FIG. 15-1

Una hipótesis explicativa se obtiene directamente al presumir que la ley de Mendel de distribución independiente se aplica en este caso lo mismo que en el que da una razón de 9:3:3:1, pero que una forma distinta de acción genética tiene lugar. Los cruces entre aves con plumas y sin plumas se pueden diagramar como se muestra en la figura 15-1. Se observa que la razón de 15:1 se puede explicar suponiendo que las plumas en las patas estarán presentes aunque solamente exista un gene dominante de cualquier par. Las patas sin plumas aparecerán en estos pollos solamente cuando no estén presentes los genes dominantes. Esta hipótesis se verifica con cruces entre aves sin las plumas y dihíbridos de la F_1. Una razón de tres aves con plumas a una sin plumas se puede predecir, y es la razón que se obtiene.

En los perros, un cruce entre ciertos animales homozigotes castaños con animales homozigotes blancos produce una descendencia toda blanca. Al hacer muchos cruces de los animales blancos de la F_1, se produce una descendencia con una razón de 12 blancos a tres negros a uno castaño.

De nuevo hay una modificación de la razón 9:3:3:1 y se necesita una hipótesis que la explique. La hipótesis más satisfactoria es una que asume las tres siguientes suposiciones:

1) Se trata de dos pares de genes que se separan al azar, es decir, los genes no están eslabonados y está actuando la segunda ley de Mendel de la separación o distribución al azar.
2) Uno de estos pares genéticos influye sobre el color de la piel hasta el extremo de que hace que ésta sea negra o castaña, siendo el primero dominante.
3) En cuanto al segundo par de genes, cuando su forma dominante está presente, ya sea en el estado homozigote o heterozigote, inhibe la producción de cualquier pigmento, es decir, el animal es blanco.

El cruce que describe esta hipótesis está diagramado en la Fig. 15-2. Esta hipótesis, que propone un gene inhibidor de la formación de pigmento, se puede verificar cruzando perros castaños con los blancos de la F_1. Se obtiene la razón que predice un negro, dos blancos y un castaño.

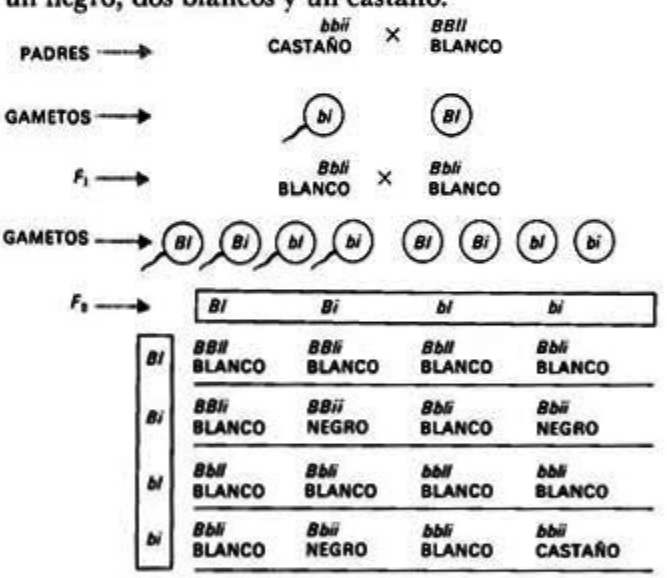


FIG. 15-2

Las patas calzadas en las aves y el color de la piel en los perros no son sino dos de los muchos ejemplos de modificaciones de la razón para dos pares de genes. Estos ejemplos ilustran dos puntos importantes: Primero, a menudo lo que parece ser una contradicción de las razones predichas por la genética de Mendel, en realidad no son contradicciones. En realidad, un análisis más profundo revela que estos resultados proveen todavía mayor evidencia para apoyar los principios genéticos de Mendel. Segundo, más importante todavía, *a menudo los pares genéticos trabajan juntos para producir sus efectos fenotípicos, la acción de un par de genes a menudo influye profundamente sobre la acción de los otros.* La existencia de estas interacciones entre diferentes pares de genes se conoce como **epistasis.**

15-8 EN BUSCA DEL GENE

Hasta aquí los «factores» mendelianos, los genes, los hemos tratado de acuerdo con un modelo hipotético en el que figura la relación cromosoma-gene como análoga a la que existe entre el collar y cada una de las cuentas. Este modelo describe al cromosoma solamente como una entidad física formada por una serie de genes conectados entre sí. El modelo es completamente satisfactorio en cuanto a su habilidad para explicar la distribución al azar, el eslabonamiento, etc. Y, si el collar cromosoma-gene es del tipo en el que se pueden poner, quitar, o intercambiar cada cuenta, o grupo de cuentas, se pueden imaginar satisfactoriamente los fenómenos de entrecruzamiento, inversión cromosómica, deleción, etc. (a pesar de que, desde luego, no se pueden explicar).

La genética moderna se ha dedicado al gene mismo. ¿De qué está compuesto el gene? ¿Cuál es su estructura? ¿Cómo trabaja? Al contestar estas preguntas, el modelo de la cadena de cuentas tiene muy poco o ningún uso. En realidad, ¡un examen más profundo de la estructura cromosómica hace dudar hasta de la validez del modelo! Por ejemplo, se podría esperar que los genes tuvieran una estructura química definida. En consecuencia, si el cromosoma es simplemente una cadena de genes, también él debería reflejar la estructura genética. Sin embargo, el análisis químico y físico de la estructura cromosómica no apoya las predicciones basadas en el modelo de la cadena de cuentas. En lugar de esto, se encuentra que los cromosomas están compuestos de cantidades variables de DNA y RNA, una proteína de bajo peso molecular (histona), una proteína más compleja y algunas sustancias lípidas. Entonces, la pregunta es: *¿cuál o cuáles de las sustancias encontradas en los cromosomas representan el material genético primario?*

En 1927, F. Griffith llevó a cabo un experimento que trataba de contestar esta pregunta. Griffith trabajó con dos cepas de bacteria de neumonía. La cepa S formaba colonias suaves en un medio de agar para bacterias, cada célula se encapsulaba (es decir, se rodeaba de una pared de carbohidratos). La cepa R formaba colonias rugosas. Las células R no se encapsulaban (es decir, no estaban rodeadas por una pared de carbohidratos).

No obstante, lo más importante del experimento de Griffith, fue el hecho de que cuando se inyectaba la cepa S en ratones, les causaba la muerte—y este poder de causar la muerte era hereditario. Por otra parte, la inyección de las células de la cepa R en ratones, no les causaba la muerte. La falta de capacidad para causar la muerte era también una característica hereditaria en la cepa bacterial R.

Griffith encontró que las bacterias de la cepa S morían cuando se calentaban a 60°C. La inyección de bacterias muertas de la cepa S no era fatal para los ratones. No obstante, si las bacterias muertas de la cepa S se inyectaban con algunas bacterias vivas de la cepa bacterial R, algunos de los ratones que recibían estas inyecciones, morían. Más aún, la sangre de estos ratones siempre se encontraba infectada con bacterias patógenas vivientes y *encapsuladas*.

La interpretación de estos resultados experimentales parecía clara: algo debía haber pasado de las bacterias muertas de la cepa S a las bacterias vivas de la cepa R para transformarlas de células no patógenas y sin cápsula a células patógenas encapsuladas. Aún más, el hecho de que las células bacterianas transformadas

pasaban sus nuevas características a los descendientes, indicaba que era el material genético de las células muertas de la cepa S, con el cual se mezclaban antes de la inyección, el que debía haber entrado a las células de la cepa R para transformarlas.

El siguiente paso era lógico—aislar la sustancia genética responsable de las transformaciones bacterianas de Griffith e identificarla químicamente—. Se comprobó que este trabajo no era fácil. Puesto que la mayor parte del material cromosómico es proteína, la idea general fue que también los genes deberían ser proteínas. Sin embargo, ninguna de las proteínas aisladas causaba transformaciones bacterianas. Finalmente, en 1945, Avery, MacLeod y McCarty, que estaban trabajando con bacteria neumococos, aislaron una «fracción biológicamente activa» de bacterias de la cepa S encapsuladas. Se mostró, bajo condiciones de cultivo apropiadas, que esta fracción activa podía transformar genéticamente la cepa de bacterias R en bacterias encapsuladas de la cepa S, una cepa genéticamente diferente de la primera. Por varias técnicas físicas y químicas, se encontró que esta fracción activa estaba compuesta principalmente de DNA. Por lo tanto, Avery y sus colaboradores concluyeron su papel histórico con estas palabras:

La evidencia presentada, apoya la creencia de que el ácido nucleico del tipo deoxirribosa es la unidad fundamental del principio transformativo del neumococo del tipo III.

Parecía, pues, que el DNA era el material genético primario. Mediante algún proceso todavía no determinado, una cepa de bacterias había absorbido el DNA de otra cepa y, por lo tanto, había adquirido características de la cepa donadora. Todavía más importante era el hecho de que la transformación de la cepa de células receptoras era transmitida a sus descendientes.

Sin embargo, había algunas objeciones para aceptar al DNA como el material genético primario en base a estos experimentos. Estas objeciones estaban basadas en el hecho de que la fracción transformante del DNA tenía una pureza de solamente el 95%. Se pensó que el 5% de impurezas (en su mayoría proteínas) y no el DNA podía ser la fracción genéticamente activa. Este argumento se debilitó más tarde, cuando se mostró que el DNA sumamente purificado, que contenía cantidades insignificantes de otros compuestos y menos de 0,02% de proteínas, era todavía capaz de causar transformación.

No obstante, el experimento crucial fue la utilización de la enzima deoxirribonucleasa. Esta enzima rompe el DNA, destruyendo su potencia, sin afectar los otros compuestos, como son el RNA y las proteínas.

Hipótesis I: *Si...* el DNA es el material genético primario para causar la transformación bacteriana,...

Predicción: *entonces...* al añadir la enzima deoxirribonucleasa a la mezcla que causa la transformación antes de que ésta se ponga en contacto con las bacterias receptoras, debe destruir su capacidad para causar la transformación.

Por otra parte...

Hipótesis II: *Si...* la actividad genética de la mezcla que causa la transformación *no* se debe al DNA, sino a las proteínas o a otras impurezas que contiene,...

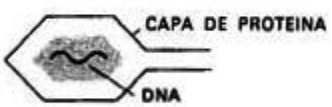
Predicción: *entonces...* la exposición de la mezcla que causa la transformación a la enzima deoxirribonucleasa no debe afectar su capacidad para causar la transformación.

Los resultados de estos experimentos apoyaron definitivamente la primera hipótesis. La mezcla transformadora no causaba la transformación bacteriana cuando se exponía a la acción de la deoxirribonucleasa.

15-9 EVIDENCIA VIRAL Y OTRAS EVIDENCIAS

El virus bacteríofago T2, discutido en el Capítulo 3, hace pensar más todavía en la posibilidad de que el DNA sea el material genético primario. Estos virus se adhieren a las superficies de las bacterias (Fig. 3-3). Después de unos 20 minutos, la bacteria estalla: cada célula libera unos cien virus T2 nuevos y completos. Es claro que alguna sustancia (o sustancias) deban pasar del virus infectante a la célula bacteriana para causar la formación de nuevos virus. Por lo tanto, esta sustancia debe contener los genes de los virus.

El análisis químico del virus T2 revela que está compuesto solamente de DNA y proteína:



El DNA contiene fósforo, las proteínas no. Por otra parte, la proteína viral contiene azufre; el DNA no. Para los científicos Hershey y Chase, este hecho sugirió un experimento crucial. Marcando en DNA con fósforo radioactivo o la proteína viral con azufre radioactivo, podían saber qué partes del virus entraban en la célula bacteriana y participaban en la formación de nuevos virus. El resultado mostró que casi todo el DNA viral entraba a la célula bacteriana durante la infección. En contraste con las proteínas de las cuales sólo entraba el 3%.

La conclusión de los experimentos sobre transformación bacteriana e infección viral parecían ineludibles: los genes, por lo menos los de la bacteria neumococo y el virus T2, estaban formados por DNA.

Nótese, sin embargo, que no se ha extrapolado más allá de los organismos utilizados en estos experimentos. La pregunta crucial es: ¿están hechos *todos* los genes de DNA? La respuesta es no, por que hay algunos virus que no contienen DNA. En estos virus se ha demostrado que el RNA es el material genético primario. Pero estos virus son en realidad excepciones que comprenden solamente una pequeña fracción de la vasta imagen de la vida. Es en el resto de esta imagen en

la que se centra lógicamente nuestro mayor interés, porque es aquí en donde se encuentra el hombre mismo.

¿Qué evidencia hay de que el DNA es el material genético primario para todas las otras formas de vida? Primero, como una forma negativa de apoyo, las observaciones suministran cierta evidencia de que ninguna de las sustancias que no son DNA y que están presentes en los cromosomas son probablemente el material genético. Por ejemplo, la hipótesis que propone que el RNA cromosomal es el material genético, es contradicha por la observación de que las células espermáticas contienen cantidades insignificantes de RNA. Asimismo, las proteínas asociadas con DNA en células espermáticas son muy diferentes a las que se encuentran en otros tejidos; puede que hasta no sean histonas. La hipótesis que propone que las histonas son el material genético pronosticaría una cosa muy distinta. Se hace clara la hipótesis alternativa:

Hipótesis: *si*... el DNA es el material genético primario en la mayoría de los organismos vivientes,...

Predicciones: *entonces*... 1) La cantidad de DNA que se encuentra en las células diploides debe ser aproximadamente la misma en todas ellas;

2) la cantidad de DNA en las células diploides debe ser aproximadamente el doble de la que se encuentra en las células germinales haploides;

3) el DNA de las células de especies muy diferentes debe ser menos semejante en composición que el DNA de especies íntimamente relacionadas;

4) el DNA de organismos dentro de la misma especie debe tener una composición similar;

5) los agentes que producen mutaciones deben estar entre los agentes químicos y físicos que se sabe que alteran la estructura química del DNA sin matar el organismo;

6) las longitudes de onda de la luz ultravioleta que se sabe que causan una alta incidencia de mutaciones deben corresponder íntimamente a las longitudes de onda que absorben el DNA; y

7) el DNA debe ser estable; los átomos que lo constituyen no deben intercambiarse tan rápidamente como los de otras moléculas celulares.

Todas esas predicciones son ciertas. De aquí que, aunque no se han hecho todavía experimentos concretos en animales superiores con resultados que corresponden a los obtenidos en las trasnformaciones bacterianas, es posible aún sentirse bastante seguro al extrapolar los resultados de las bacterias a las formas de vida superiores. Se puede concluir entonces que, con la excepción de algunos casos de ciertos virus que ya se han mencionado, el DNA es la sustancia de la cual están compuestos los genes de los organismos vivientes.

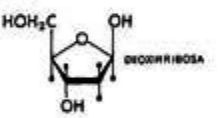
15-10 ESTRUCTURA DEL GENE

Aceptando que los genes están compuestos por DNA, es razonable preguntarse en seguida cuál es la estructura molecular del DNA. La determinación de esta estructura conlleva necesariamente dos pasos:

1) Las subunidades moleculares que componen el DNA deben ser identificadas.
2) La manera en la cual estas partes se fijan unas a otras para formar la molécula completa de DNA debe determinarse hipotéticamente.

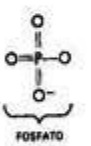
El segundo paso está sujeto a dos limitaciones. Primero: La estructura hipotética de la molécula de DNA debe explicar cómo los genes son capaces de formar sus propias copias. Con seguridad, si los genes están compuestos de DNA, el DNA debe ser en sí mismo una molécula autorreplicadora. Segundo: El modelo de la estructura hipotética del DNA debe explicar también cómo hacen los genes para producir la expresión de los fenotipos que controlan.

El primer paso encierra un análisis químico del DNA purificado. Este análisis revela que el DNA está compuesto solamente de tres sustancias químicas diferentes.



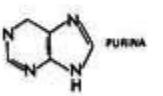
1) Una azúcar de cinco carbones (pentosa), la **deoxirribosa.**

2) **Fosfatos.** Cada grupo fosfato está compuesto de un átomo de fósforo rodeado por cuatro átomos de oxígeno y dos de hidrógeno (lo últimos no se muestran).



3) Generalmente cuatro bases nitrogenadas (que contienen nitrógeno) **adenina, guanina, citosina** y **timina.**

Adenina y guanina son **purinas.** Las moléculas de purina son estructuras de anillo doble.



La citosina y la timina son **pirimidinas.** Las moléculas de pirimidina consisten de un anillo simple de átomos.

Nótese que las bases pirimidínicas son más pequeñas que las purímicas. El significado de esta diferencia de tamaños se verá en seguida.

Cuando se identificaron estas sustancias, muchos biólogos dedicaron su atención a completar el paso 2—el desarrollo de un modelo hipotético satisfactorio de la estructura del DNA—. Entre estos científicos estuvieron J. D. Watson y F. H. C. Crick. Utilizando los datos obtenidos en muchos experimentos diferentes, Watson y Crick propusieron un modelo de la estructura del DNA que ha tenido un gran éxito no sólo en cuanto a su capacidad para explicar la replicación y funcionamiento del gene, sino también en cuanto a la exactitud de las predicciones que se pueden hacer con él.

Primero: La apariencia física del DNA purificado sugería que la molécula era larga y en la forma de un cordón. Cuando se extraía y precipitaba en una solución

FIG. 15-3. Bajo el microscopio electrónico, el DNA (que se ve aquí como saliendo del virus) aparece alargado y en forma de cordón.

fría de cloruro de sodio-etanol, el DNA parecía hilos de una telaraña o vidrio hilado. Las fotografías con microscopio electrónico confirmaban la naturaleza del cordón del DNA (Fig. 15-3). Tales fotografías muestran que cada molécula de DNA es bastante larga, pero con un diámetro de solamente 20 angstrom. Esta última cifra es importante, porque revela que la molécula de DNA puede tener solamente unos 10 ó 12 átomos a lo ancho.

Una segunda consideración importante al determinar la estructura del DNA es que se debe averiguar qué partes pueden unirse químicamente; no trata de armar un rompecabezas forzando piezas que obviamente no encajan. Se puede mostrar que las subunidades moleculares del DNA están unidas formando subunidades más grandes que se llaman **nucleótidos.** Cada nucleótido del DNA está formado por una de las bases nitrogenadas, una molécula de deoxiribosa y un grupo fosfato. Puesto que hay cuatro bases nitrogenadas que se encuentran generalmente en el DNA, debe haber cuatro tipos diferentes de nucleótidos (Fig. 15-4).

Se puede demostrar que estos nucleótidos se unen para formar cadenas largas de polinucleótidos (Fig. 15-5). Este hecho sugiere que la misma organización se podría encontrar en la molécula de DNA que tiene la forma de un cordón. Pero el espesor de un cordón de polinucleótidos es solamente 10 angstrom, y el DNA, como ya se ha dicho, tiene generalmente unos 20 angstrom de diámetro. Esto sugiere que el DNA podría estar compuesto de polinucleótidos pareados colocados uno al lado del otro y unidos químicamente.

La determinación de cómo se podrían orientar estas dos cintas se basó en gran parte en la información dada por la físico-química. Primero: La estructura molecular y la configuración de las bases nitrogenadas muestra que son capaces de formar enlaces débiles de hidrógeno la una con la otra. Segundo: Las bases nitrogenadas

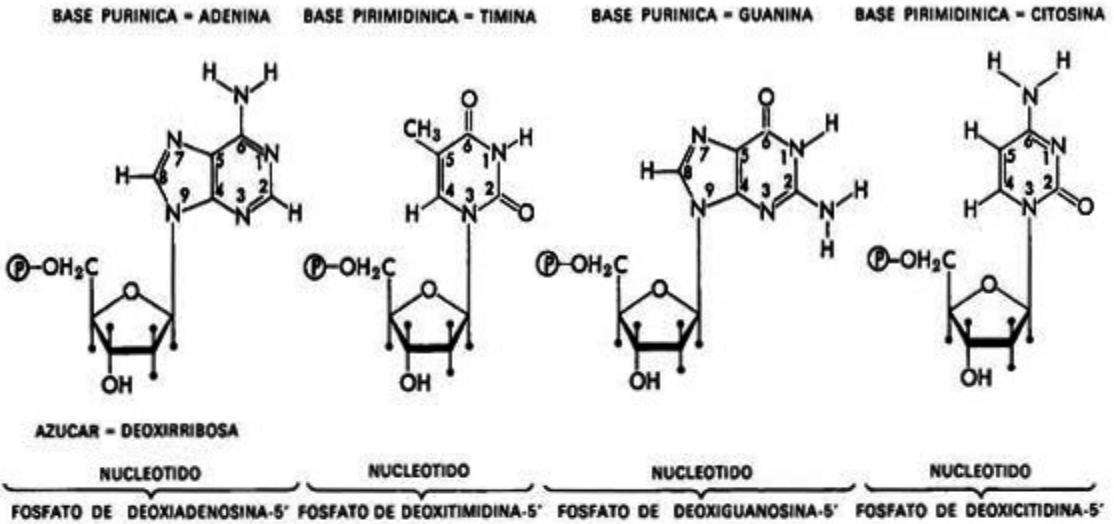


FIG. 15-4

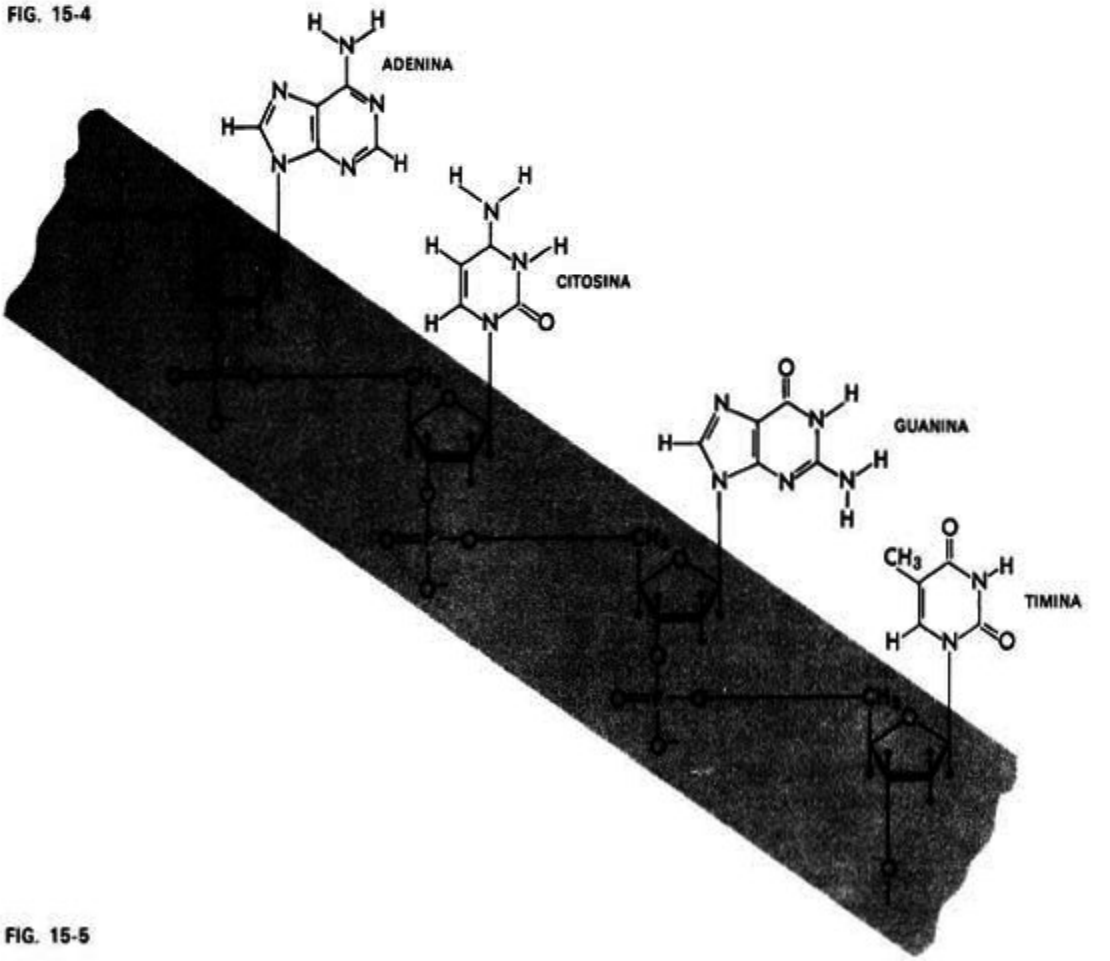


FIG. 15-5

son repelidas por agua (esto es, son **hidrofóbicas),** mientras que la porción de azúcar-fosfato de cada nucleótido rápidamente forma enlaces con moléculas de agua (es decir, son **hidrofílicas).** Estos hechos favorecen una organización en la cual las bases nitrogenadas miran hacia el interior de la molécula de DNA (del cual, el agua del ambiente celular que la rodea debe estar esencialmente excluída) y las uniones azúcar-fosfato se colocan hacia afuera. Esta organización se puede representar tentativamente como se muestra en la Fig. 15-6.

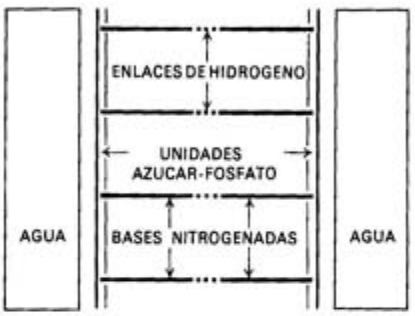


FIG. 15-6

FIG. 15-7

La siguiente pista sobre la estructura del DNA la dio la difracción por rayos X *. Los datos obtenidos con el uso de esta técnica sobre DNA cristalizado mostraron que el modelo tenía una estructura helicoidal en lugar de plana, cada vuelta completa de la hélice se realizaba cada 34 angstrom, o más o menos cada 10 pares de bases. Por lo tanto, la representación anterior de la estructura del DNA en la Fig. 15-6 debe ser modificada para incluir esta característica helicoidal (Fig. 15-7).

Queda aún otro problema. Al aceptar que los cordones helicoidales de los polinucleótidos del DNA están unidos por enlaces de hidrógeno que se forman entre ellos, todavía debe determinarse qué bases se parean entre sí. Por ejemplo, ¿se parean purina con purina, pirimidina con pirimidina, o purina con pirimidina?

La naturaleza física de los enlaces de hidrógeno y las condiciones necesarias para su formación, contestan parcialmente la pregunta. Puesto que se necesita la presencia de un átomo de hidrógeno cargado positivamente y unido covalentemente y un átomo aceptor cargado negativamente y unido covalentemente, los enlaces de hidrógeno se pueden formar solamente bajo ciertas distancias interatómicas críticas. Recuérdese que las bases purínicas son estructuras de anillo doble, más grandes que las pirimidinas, que tienen solamente un anillo. Por lo tanto, si dos bases purínicas pudieran estar a la distancia apropiada para formar un enlace de hidrógeno, cualquier par de bases pirimidínicas estarían demasiado lejos para la formación del enlace de hidrógeno. Esto se puede representar diagramáticamente como se muestra en la Fig. 15-8. De la misma manera, si las bases pirimidínicas tuvieran la distancia correcta para la formación de enlaces de hidrógeno,

* La difracción por rayos X es una técnica que consiste en hacer pasar rayos X a través de DNA cristalizado determinando, cómo son desviados por la estructura a través de la cual pasan. La difracción de rayos X es *algo* análogo a determinar la forma de un objeto por la sombra que produce, pero el proceso es considerablemente más complejo que la analogía que se hace.

las bases purínicas se sobrepondrían (Fig. 15-9). (Para simplificar en estos diagramas se ha ignorado la forma helicoidal del DNA). Se podría pensar que los cordones de azúcar-fosfato podrían torcerse lo suficientemente para establecer las distancias propias para la formación de enlaces de hidrógeno tanto con las bases pirimidínicas como con las bases purínicas. No obstante, las consideraciones físico-químicas prácticamente anulan esta posibilidad. Se podría decir que el desdoblamiento o plegamiento en los lados de una molécula de DNA permitiría establecer las distancias apropiadas, pero las micrófotografías electrónicas no apoyan esta hipótesis.

FIG. 15-8

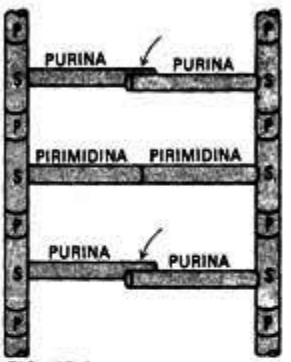


FIG. 15-9

FIG. 15-10

Es obvia una hipótesis alternativa, que elimina estas dificultades. Deben existir enlaces entre purina y pirimidina (Fig. 15-10). Sin embargo, hay dos purinas, adenina y guanina, y dos pirimidinas, citosina y timina. En consecuencia se origina una nueva pregunta: aceptando que hay un apareamiento entre las bases purínicas y pirimidínicas, ¿cuál de las dos bases purínicas se aparea con cuál de las dos bases pirimidínicas? La respuesta está dada de nuevo por la consideración de los factores que llevan a la formación de enlaces de hidrógeno entre dos bases nitrogenadas. Las únicas combinaciones que permiten la formación de enlaces de hidrógeno en el DNA son la de adenina-timina y guanina-citosina.

TABLA 15-1 RAZONES DE ADENINA A TIMINA Y GUANINA A CITOSINA EN EL DNA

FUENTE DEL TEMPLETE DE DNA	ADENINA	TIMINA	GUANINA	CITOSINA
TIMO BOVINO	28,2	27,8	21,5	21,2
BAZO BOVINO	27,9	27,3	22,7	20,8
ESPERMA BOVINO	28,7	27,2	22,2	20,7
MEDULA OSEA DE RATA	28,6	28,4	21,4	20,4
TESTICULOS DE ARENQUE	27,9	28,2	19,5	21,5
Paracentrotus lividus	32,8	32,1	17,7	17,3
GERMEN DE TRIGO	27,3	27,1	22,7	22,8
LEVADURA	31,3	32,9	18,7	17,1
Escherichia coli	26,0	23,9	24,9	25,2
Mb. tuberculosis	15,1	14,6	34,9	35,4
Rickettsia prowazeki	35,7	31,8	17,1	15,4
Micrococcus lysodeiticus	0,15	0,15	0,35	0,35
Aerobacter acrogenes	0,22	0,22	0,28	0,28
FAGO T2	0,32	0,32	0,18	0,18

Es interesante saber que la limitación del apareamiento de las bases purínicas con las pirimidínicas a las combinaciones adenina-timina y guanina-citosina se pudieron haber deducido en base de otros datos. Se han hecho análisis químicos cuidadosos del DNA para determinar qué cantidad de los diferentes tipos de base están presentes en el DNA de una determinada especie. Los resultados en algunos de estos análisis se presentan en la tabla 15-1. Nótese que, en una determinada especie, la cantidad de adenina es igual o se aproxima bastante a la de timina, mientras que la cantidad de guanina es igual o se aproxima a la de citosina, las desviaciones de cada razón están dentro de los límites que se espera por errores en las mediciones experimentales. Estos resultados podrían predecirse por el modelo de Watson y Crick, que especifica un apareamiento de bases adenina-timina y guanina-citosina dentro de la molécula de DNA.

15-11 PROBANDO EL MODELO

Al principio de la Sección 15-10, se dijo que un modelo hipotético de la estructura del DNA debería explicar tanto la replicación como la función de los genes. La atención se dirigirá ahora a la primera, reservando para la Sección 15-12 la discusión sobre la función del gene de acuerdo con el modelo propuesto para el DNA, por Watson y Crick.

Uno de los puntos elegantes del modelo propuesto por Watson y Crick para la estructura del DNA, es la forma en la cual sugiere inmediatamente un método de autorreplicación. Es bastante fácil imaginar que el proceso envuelve un desenrollamiento y separación de los dos cordones de polinucleótidos del DNA. El «cierre» se abre debido a la ruptura de los enlaces de hidrógeno en los pares de bases. Esta imagen mental está apoyada por el hecho de que la cantidad de energía necesaria para separar los cordones del DNA es equivalente a la cantidad de energía necesaria para romper los enlaces de hidrógeno. Una vez separada de su pareja, cada base de los nucleótidos no apareados atraerá un nucleótido con su base complementaria. Estas bases se obtienen del medio celular. Entonces cada cordón no apareado de polinucleótidos construirá un cordón complementario a su estructura misma. El resultado serían dos moléculas de DNA, siendo cada una una réplica exacta de la molécula original (Fig. 15-11).

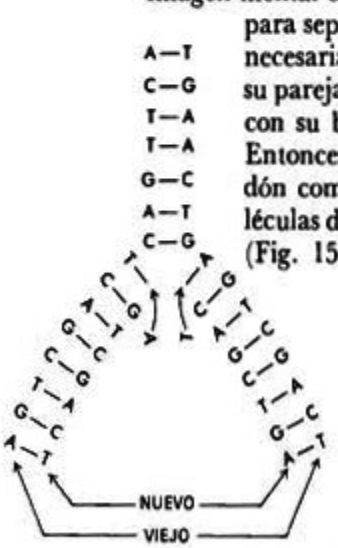


FIG. 15-11. Una representación bastante diagramática del apareamiento de las bases y de la replicación del DNA según la hipótesis de Watson y Crick. Las cuatro bases: adenina, timina, guanina y citosina, están representadas por las letras A, T, G y C. La longitud total del segmento de la molécula representada en la figura sería de unos 50 angstrom (0,005 μ).

Una prueba experimental de la forma de replicación del DNA sugerida por Watson y Crick fue llevada a cabo por dos científicos del Instituto de Tecnología de California, M. Meselson y F.W. Stahl. Hicieron crecer bacterias *Escherischia*

coli en un medio que contenía glucosa, sales minerales sin nitrógeno y cloruro de amonio (NH_4Cl), en el cual casi todos los átomos de nitrógeno fueron el isótopo pesado, N^{15}. Se permitió que las bacterias crecieran en este medio hasta que se produjo la décimocuarta generación de bacterias, a partir de las que se habían utilizado para inocular el cultivo. Por lo tanto, prácticamente todo el nitrógeno del DNA de estas bacterias era nitrógeno pesado.

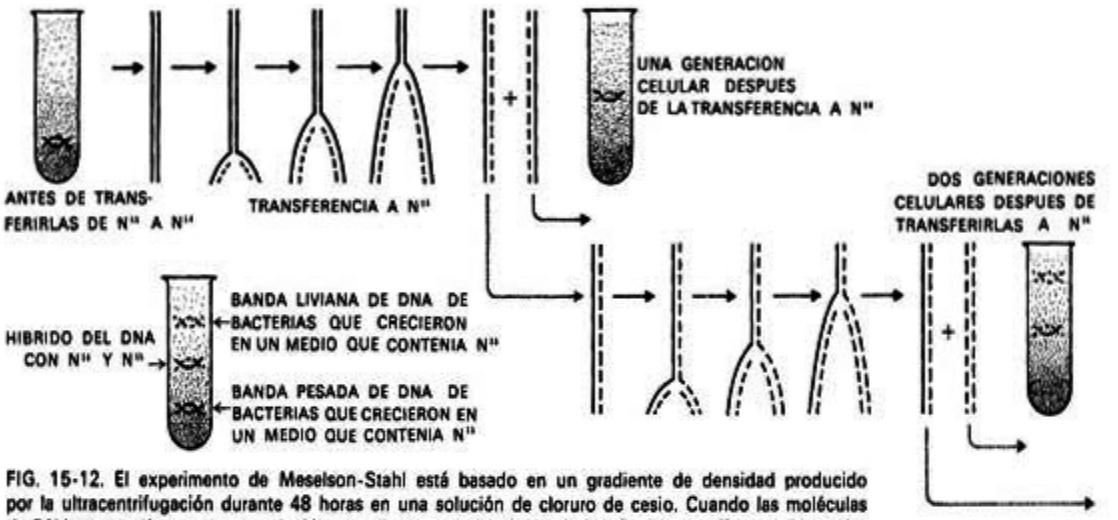


FIG. 15-12. El experimento de Meselson-Stahl está basado en un gradiente de densidad producido por la ultracentrifugación durante 48 horas en una solución de cloruro de cesio. Cuando las moléculas de DNA se centrifugan en esta solución, se colocan en las regiones de la máquina centrífuga en las cuales su densidad es igual a la de la solución de cloruro de cesio.

La clave del experimento de Meselson-Stahl está en la técnica experimental. Cuando una solución de cloruro de cesio se centrifuga en una ultracentrífuga a 14.000 veces la fuerza de la gravedad, se puede hacer que las moléculas de cloruro de cesio comiencen a sedimentar. No obstante, debido a su peso molecular relativamente bajo, nunca se sedimentan completamente. En lugar de esto, se establece un gradiente de densidad de la solución, teniendo una densidad alta en la parte inferior de la máquina y poca densidad en la parte superior. Cualquier molécula extraña centrifugada en esta solución de cloruro de cesio permanecerá a un nivel en el cual su densidad será igual a la de la solución que la rodea. Por lo tanto, el DNA extraído de una bacteria *E. coli* que creció en un medio que contenía un isótopo regular del nitrógeno, N^{14}, formaría una banda en un punto más alto de la máquina centrífuga, que la banda formada por el DNA extraído de una bacteria *E. coli* que creció en un medio que contiene N^{15}.

Después de centrifugar el DNA de las bacterias que habían crecido en N^{15}, Meselson y Stahl trasladaron las bacterias experimentales que quedaron en el medio que contenía nitrógeno pesado a un medio que contenía N^{14} y las dejaron reproducirse una vez más, es decir, una replicación más del DNA. Nótese que el resultado de este paso sería que las moléculas de DNA pesado que contenían N^{15} se replicaran en un medio en el cual había solamente nucleótidos livianos con un contenido de N^{14}. De acuerdo con la hipótesis de Watson y Crick, el resultado de esta replicación debería ser unas moléculas de DNA «híbrido» que contienen cada

una de ellas un cordón de polinucleótidos pesados y un cordón de polinucleótidos livianos. Después de centrifugar en un gradiente de cloruro de cesio estas moléculas de DNA híbrido deberían aparecer en una nueva banda. Esta nueva banda debería estar en la región entre la banda de DNA completamente liviana formada por DNA de bacterias que crecen en un medio que contiene N^{14}, y la banda del DNA pesado que formaba las bacterias que crecían en un medio conteniendo N^{15}. Los resultados experimentales verificaron esta predicción.

Otra prueba para la hipótesis de Watson y Crick es dejar que las bacterias marcadas con N^{15} se dividan *dos* veces, en lugar de solamente una, en un medio que contenga N^{14}. En este caso, se pronosticaría dos bandas de DNA en el tubo del gradiente de densidad de cloruro de cesio. La mitad del DNA debería encontrarse en el área ocupada por el DNA liviano. La otra mitad debería estar en el área ocupada por el DNA híbrido. De nuevo los resultados obtenidos por Meselson y Stahl verificaron esta predicción y apoyaron la hipótesis de Watson y Crick (ver la Fig. 15-12).

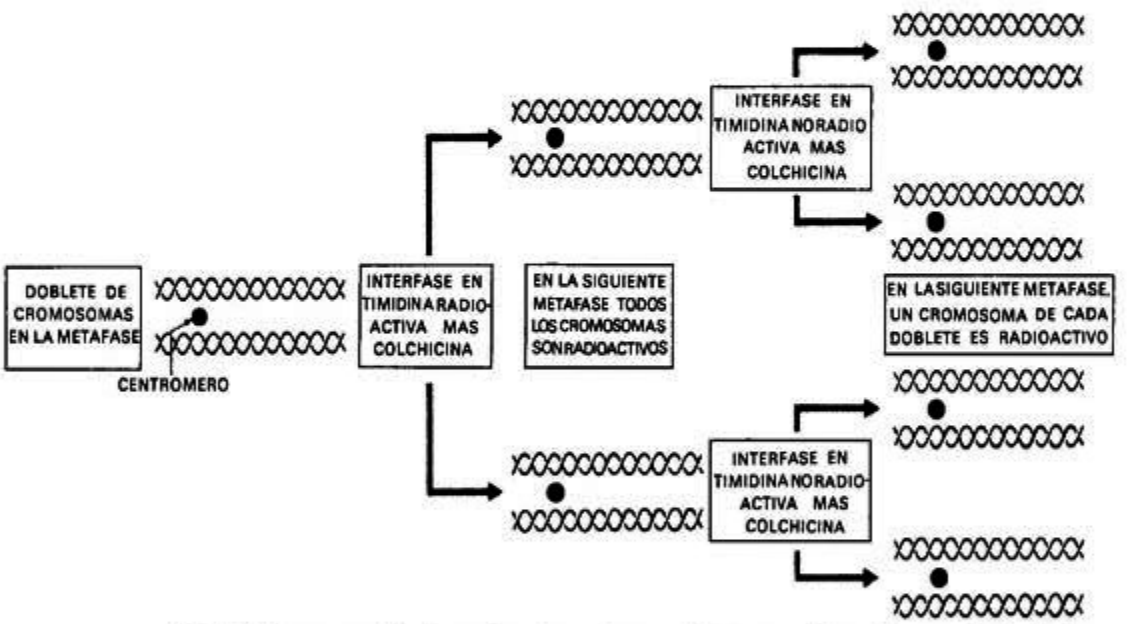


FIG. 15-13. Representación diagramática del experimento de Taylor con células de la punta de la raíz de una planta de guisantes. Nótese que los resultados están de acuerdo con la hipótesis de Watson y Crick en cuanto a la replicación de DNA. (De acuerdo con Kimball.)

E. coli, es, desde luego, una bacteria, un organismo bastante primitivo. ¿Qué pasa con los organismos superiores, en los cuales el DNA está colocado en distintos cromosomas? Nosotros tenemos solamente hipótesis de trabajo para explicar cómo está organizado el DNA dentro del cromosoma. Sin embargo, a pesar de esta incertidumbre, el experimento realizado por J. A. Taylor en la Universidad de Columbia aclaró un poco el problema de extrapolar la replicación del DNA en *E. coli* a la replicación del DNA en organismos superiores.

Taylor trabajó con las células de la punta de las raíces de las plantas, en la que la mitosis se realiza constantemente. El sumergió las puntas de la raíz en una so-

lución que contenía el nucleótido timidina, que había sido marcado con hidrógeno radioactivo (tritium, H_3). Las puntas de estas raíces se dejaron en esta solución durante un tiempo suficiente para que muchas de sus células duplicaran su contenido de DNA, pero no lo suficientemente largo para que se duplicara de nuevo. Cualquier molécula de DNA formada durante este tiempo habría incorporado la timidina radioactiva en su estructura, y, por lo tanto, serían radioactivas (figura 15-13).

Tan pronto como el par de cromosomas hijos se hacían visibles, se aplicaba la autorradiografía (ver el glosario). La hipótesis de Watson y Crick predice que los miembros de cada par de cromosonas deben contener DNA radioactivo, y que ellos deben contenerlo en cantidades iguales. Esta predicción se verificó por el recuento de los puntos oscuros encontrados en la placa fotográfica y producidos por la incidencia de la radiación.

Si las células que contienen cromosomas radioactivos hijos se dejan durante otro ciclo de duplicación en una solución no radioactiva, el resultado es ompletamente diferente, pero es una prueba más de la hipótesis de Watson y Crick. En este caso, la autorradiografía debería mostrar que un miembro de cada par de cromosomas hijos es radioactivo, mientras que el otro no lo es. Esta predicción tiene apoyo experimental; además, un experimento similar con cromosomas humanos en cultivo de tejidos dio resultados iguales.

15-12 FUNCION DEL GENE *

Hasta ahora, la genética que se ha discutido ha estado relacionada con los anillos terminales en una cadena de tres anillos. Primero, hemos investigado la manera cómo se heredan ciertas características fenotípicas (altura y pequeñez en plantas de guisantes; el color rojo, ruano y blanco en el ganado; los colores negro, castaño y agutí en ratones, etc.). Después hemos dedicado nuestra atención a la estructura de los genes, las unidades responsables de estos fenotipos. Pero el eslabón de conexión —de qué manera actúan los genes para lograr la expresión de una característica fenotípica— no se ha tocado hasta ahora. Es tiempo, pues, de rectificar esta omisión.

Al considerar ciertos hechos en relación con los organismos vivientes, es posible deducir una manera en la cual podrían trabajar los genes. Primero, se puede mostrar que desde los virus, hasta el guisante, el ratón y el hombre, el DNA tiene las mismas partes esenciales organizadas bajo los mismos patrones fundamentales de estructura. En consecuencia, es lógico preguntar, ¿qué es lo que hace que estos organismos sean diferentes? De nuevo el modelo de la estructura del DNA de Watson y Crick, sugiere una respuesta: *las diferencias entre organismos vivientes se pueden atribuir, en principio, a diferencias en el orden de los pares de bases nitrogenadas a lo largo de la moiécula de DNA*. Cuanto más parecido es el orden de estos pares, más íntimamente relacionados están los organismos.

---

* Hablando históricamente, los experimentos descritos en esta sección se anticiparon (más de 15 años) a los experimentos que llevaron a Watson y Crick a la determinación de la estructura genética. Hemos escogido el orden inverso con el interés de presentar un patrón lógico al cubrir el tema.

Sin embargo, es obvio que las diferencias estructurales entre organismos vivientes no se expresen en la forma de diferencias en el orden de los pares de bases en el DNA, porque, en la mayoría de los organismos vivientes, el DNA es solamente una pequeña fracción de las células. Más aún, muchas otras moléculas que se encuentran en los organismos vivientes, estructuralmente no son exclusivas de ellos. Por ejemplo, la glucosa de las células de levadura es la misma glucosa del hombre; el tejido graso de un ratón puede ser muy similar al de un elefante. Por esto parece claro que las características heredadas no se expresan inicialmente con moléculas como carbohidratos o grasas. Las diferencias fenotípicas entre organismos vivientes se atribuyen más bien a diferencias en sus proteínas.

Este hecho nos lleva a una deducción importante. Debe haber alguna relación entre DNA, el material genético y las proteínas responsables de la expresión de estas diferencias heredadas.

Hay una condición en el hombre conocida como fenilcetonuria. Su síntoma más frecuente es una severa deficiencia mental, y la excreción de más o menos un gramo de ácido fenil-pirúvico por día en la orina. El ácido fenil-pirúvico es un derivado de la fenilalanina (un aminoácido esencial en la dieta del hombre) en la cual se ha reemplazado el grupo amino (NH_2) por un átomo de oxígeno.

En personas normales, el ácido fenilpirúvico se convierte en ácido parahidroxifenilpirúvico, que a su vez se convierte en otro compuesto, y así sucesivamente. Finalmente, la serie de reacciones termina con la producción de anhídrido carbónico y agua. Cada paso de la serie está catalizado por una enzima específica. Una representación de esta serie de reacciones puede ser la siguiente:

$$\text{FENILALANINA} \xrightarrow{\text{enzima 1}} \text{ACIDO FENILPIRUVICO} \xrightarrow{\text{enzima 2}} \text{ACIDO PARA HIDROXIFENILPIRUVICO} \xrightarrow{\text{enzima 3}} \ldots \xrightarrow{\text{enzima 4}} \ldots \xrightarrow{\text{enzima } n} \ldots CO_2 + H_2O.$$

El examen genealógico de familias humanas con incidencia de fenilcetonuria revela que la condición es recesiva y que se debe a un solo par de genes; es decir:

Hipótesis: *si*...la fenilcetonuria es recesiva y se debe a un solo par de genes,...

Predicción: *entonces*... cuando hay niños con fenilcetonuria en familias en las que ambos padres son normales, la razón de niños normales a niños con fenilcetonuria debe ser 3:1.

Esta predicción está comprobada.

Al principio de este siglo se propuso que las personas con condiciones similares a la fenilcetonuria se diferenciaban de las personas normales solamente en que aquellas no tenían una enzima que catalizaba una cierta reacción vital en una serie. En el caso de la fenilcetonuria, debe ser la enzima que cataliza la reacción que convierte el ácido fenilpirúvico a ácido *p*-hidroxifenilpirúvico. La hipótesis selecciona esta enzima y no las otras que funcionan en la serie de reacciones desde

fenilalanina hasta anhídrido carbónico y agua porque solamente el bloqueo de la acción de esta enzima podría explicar la acumulación de ácido fenilpirúvico.

El ácido fenilpirúvico, incapaz de cruzar la barrera de energía de la reacción sin la ayuda de la enzima que falta, aumenta en cantidad y concentración dentro del organismo. Este aumento produce daños en el tejido sensitivo de la masa encefálica, produciendo el síntoma de deficiencia mental. Con una mayor acumulación, el compuesto pasa a la orina para ser excretado.

En resumen, pues, esta hipótesis propone que lo que se hereda no es la fenilcetonuria, sino la falla por parte del organismo en producir cierta enzima, y es esta falta de la enzima la que produce la fenilcetonuria.

Es fácil extender esta hipótesis para sugerir que los genes actúan dirigiendo la formación de enzimas (todas las enzimas, desde luego, son proteínas), y que estas enzimas, a su vez, catalizan un paso en una serie particular de reacciones, por ejemplo, una serie que produce el pigmento oscuro en el pelaje de un ratón.

Aquí hay una hipótesis con grandes potenciales para explicar mucho sobre la acción de los genes. Sin embargo, se encontraron grandes dificultades para verificarla. Una de las mayores limitaciones era la ausencia de un organismo experimental apropiado. La mosca de la fruta, invaluable al examinar las diversas formas de herencia de las variaciones fenotípicas y en adelantar la hipótesis de los genes en los cromosomas, no es satisfactoria en este caso. Entre la acción de los genes y la formación de alas vestigiales hay un espacio lleno de reacciones químicas bastante complicadas, con posibilidad de diversas vías de reacción. Al final de la década del 30, gran número de investigadores atraídos por el panorama prometedor de la bioquímica genética, dirigieron su atención a otros organismos experimentales. Entre ellos estaba *E. coli* (acerca de la cual se ha acumulado más conocimiento genético que para cualquier otra forma de vida) y el moho rojo del pan, *Neurospora crassa*. Especialmente la *neurospora*, posee bastantes ventajas como un organismo experimental. Primero, tiene un ciclo de vida extremadamente corto. Segundo, tiene un número reducido de cromosomas (siete pares), cuyos genes pueden representarse en mapas fácilmente. Tercero, su ciclo de vida, aunque corto, es complejo, la mayor parte del ciclo de vida permanece en la condición haploide. Esto significa que cualquier gene recesivo presente, pues no hay ningún alelo dominante para que lo cubra, se descubre inmediatamente en el fenotipo. Realmente, el aparato reproductor de *Neurospora* se puede disecar muy bien para aislar células reproductoras individuales. En efecto, el procedimiento puede aislar un solo grupo completo de genes.

Se piensa generalmente que los mohos son formas simples y primitivas de vida. De acuerdo con su posición en el árbol evolucionario, este concepto es válido. Sin embargo, hablando bioquímicamente, los mohos están muy lejos de ser simples. En realidad retienen la habilidad de sintetizar compuestos necesarios para la vida, que el hombre no puede sintetizar, sino que debe incluir en su dieta. La *Neurospora* se puede hacer crecer entonces en el laboratorio en un medio que contenga solamente caña de azúcar, sales inorgánicas y una vitamina (biotina). Este medio se llama un **medio mínimo,** porque contiene *solamente* aquellas sustancias que la *Neusrospora* necesita y no puede sintetizar por sí misma. La *Neurospora* posee, como una característica hereditaria, la capacidad para sintetizar todas las otras vitaminas y los aminoácidos esenciales para la vida.

Los científicos George Beadle y Edward L. Tatum diseñaron la manera de usar *Neurospora* para verificar la hipótesis de que los genes actúan dirigiendo la formación de enzimas específicas. Primero, expusieron esporos de *Neurospora* a rayos X o luz ultravioleta. Se encontraron que algunos de los mohos producidos por los esporos irradiados ya no podían crecer en un medio mínimo. Evidentemente, los mohos experimentales habían perdido la habilidad para producir ciertas sustancias esenciales. Añadiendo uno por uno, vitaminas y aminoácidos al medio mínimo, se podía determinar cuál era la sustancia o sustancias que no podían ser sintetizadas por el moho mutante, debido a que había perdido la capacidad para sintetizrlas.

Un ejemplo específico puede ayudar a aclarar este concepto tan importante. Se aislaron tres cepas de mohos mutantes que no podían vivir en un medio mínimo. Las cepas se diferenciaban unas de otras en los materiales que había de añadir al medio mínimo. La cepa *A* podía crecer solamente si se añadía al aminoácido arginina; la cepa *B* podía crecer si se añadía arginina o citrulina, y la cepa *C*, cuando se añadía arginina, citrulina u ornitina. La explicación de estas diferentes necesidades se encontró al examinar la siguiente serie de reacciones.

Se ha determinado que hay una sola serie de reacciones que llevan a la formación de arginina. Cada paso es catalizado por una enzima específica:

$$\text{PRECURSOR } X \xrightarrow{\text{enzima 1}} \text{ORNITINA} \xrightarrow{\text{enzima 2}} \text{CITRULINA} \xrightarrow{\text{enzima 3}} \text{ARGININA.}$$

De acuerdo con la hipótesis gene-enzima, el gene responsable para la síntesis de la enzima 3 debería haber mutado en la cepa mutante del moho *A* para originar una cepa que no podía sintetizar la enzima. La hipótesis que supone esta mutación predice que la adición de cualquier compuesto, como la ornitina o la citrulina, no tendría ningún efecto sobre la incapacidad que presenta la cepa *A* para crecer en un medio, puesto que la reacción esencial que convierte citrulina a arginina estaría bloqueada por la ausencia de la enzima 3. Desde luego, esta predicción fue comprobada. Un razonamiento similar condujo a la hipótesis de que en el moho mutante de la cepa *B* había mutado el gene responsable de la producción de la enzima 2. La predicción de esta hipótesis estaba de acuerdo con la observación de que la adición de arginina o citrulina (pero *no* ornitina) permitía el crecimiento de la cepa *B*. Era fácil deducir que el moho mutante de la cepa *C* sería capaz de crecer con la adición de ornitina o cualquiera de los compuestos que venían después de la ornitina en la serie de reacciones. Esta predicción también se comprobó, con resultados experimentales: el gene responsable de la producción de la enzima 1 había mutado.

Se deben tomar dos pasos importantes para apoyar definitivamente la hipótesis gene-enzima. Primero, se debe demostrar que la deficiencia en la síntesis de una enzima en una cepa mutante de moho se debe a un solo gene. Esto hizo demostrar que los resultados de los cruces experimentales daban una razón entre mohos defectuosos y normales igual a la que predecía la genética mendeliana para características de un solo gene. Segundo, se debía demostrar que la enzima en cuestión estaba, en realidad, ausente en los mohos que mostraban la deficiencia. Entonces, por ejemplo, el análisis bioquímico de un moho mutante de la cepa *A*, debería revelar la ausencia de la enzima 3. Los análisis similares en las cepas *B* y *C* deberían mostrar la ausencia de las enzimas 2 y 1, respectivamente. En todos los casos, la

predicción de la hipótesis gene-enzima se verificó experimentalmente; las enzimas en cuestión estaban en realidad ausentes.

El experimento de Beadle y Tatum (por el cual recibieron el premio Nobel) brindó el apoyo y la evidencia definitiva para la hipótesis de un gene, una enzima. Más tarde, se hizo evidente que ciertos genes controlaban la formación de ciertas proteínas que no eran enzimas. La proteína colágeno, por ejemplo, una proteína que no es una enzima estructural y que es el mayor constituyente del tejido conjuntivo, está codificada genéticamente. El colágeno forma aproximadamente la tercera parte de las proteínas en el cuerpo humano. Por lo tanto, la hipótesis de un gene —una enzima tuvo que modificarse como un gene— una proteína. Como se verá en la siguiente sección, se necesita una modificación más.

15-13 EL CODIGO GENETICO Y LAS MUTACIONES

En la Sección 15-12 se hizo una deducción que estableció una relación entre el DNA y la proteína responsable de las diferencias fenotípicas. Esta deducción se puede hacer más específica: las diferencias en el DNA entre diversos organismos indican diferencias en el orden de los pares de bases a lo largo de la molécula de DNA.

En forma similar, las diferencias entre las proteínas se deben principalmente a las diferencias en los tipos y en el orden de los aminoácidos a lo largo de la cadena de polipéptidos. Las conclusiones parecen claras e ineludibles: *el orden de los pares de las bases a lo largo de la moiécula de DNA debe controlar en algún modo el tipo y el orden de los aminoácidos que forman las proteínas de un organismo.* Entonces, el DNA lleva el **código genético,** el heliograma estableciendo los tipos de proteínas sintetizados por la maquinaria celular que hace único a un determinado organismo.

En base de los resultados de muchos tipos diferentes de experimentos llevados a cabo en laboratorios de todo el mundo, se ha formulado la hipótesis de un sistema modelo para explicar el orden de los procesos en la síntesis de proteínas, desde un gene hasta el producto final.

Para entender completamente este sistema modelo, debe dirigirse la atención hacia el ácido ribonucleico, o RNA. Químicamente, las moléculas de RNA son muy similares a las de DNA, están formadas por unidades de azúcar y fosfato conectadas con cuatro tipos diferentes de bases nitrogenadas. Sin embargo, en el RNA, no se encuentra la timina; su lugar, lo toma el **uracil.** Como el DNA, el RNA puede guardar información genética en el orden de sus bases. A diferencia de las moléculas del DNA, las moléculas del RNA están formadas por un solo cordón.

Hay tres tipos de RNA íntimamente ligados con la transcripción del código genético a la estructura molecular proteica. El proceso total se puede dividir en cuatro pasos:

1) Una porción de la molécula de DNA «abre su cierre», exponiendo una serie de bases. A lo largo de uno de los cordones y sobre la serie de bases expuesta, se sintetiza un cordón complementario de **RNA mensajero** (*m*RNA). (Figura 15-14.)

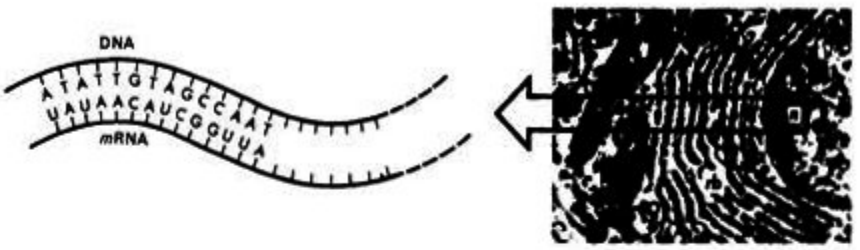


FIG. 15-14
(Foto cortesía del Dr. George E. Palade, The Rockefeller Institute.)

Nótese que el uracil, como la timina, es complementario de la adenina. De este modo es posible deducir el orden de las bases en una molécula de DNA a partir del orden de las bases en una molécula de *m*RNA sintetizada sobre ella, lo mismo que el parachoque de un automóvil nos dice algo acerca de la forma del molde en el cual fue elaborado. Por ejemplo, si en una parte, el orden de las bases del *m*RNA es A U U G C A U, la porción correspondiente del DNA que lo sintetizó debe tener el orden T A A C G T A.

2) El *m*RNA que se acaba de sintetizar, se separa del cordón del DNA, sale del núcleo y se adhiere a los ribosomas. (Fig. 15-15.)

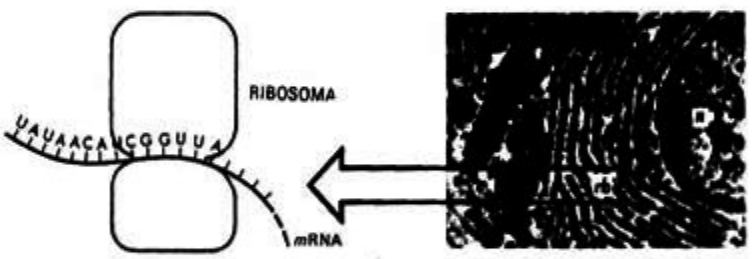


FIG. 15-15
(Foto cortesía del Dr. George E. Palade, The Rockefeller Institute.)

3) En el citoplasma, los aminoácidos libres son «activados» por el ATP y se adhieren a un segundo tipo de RNA llamado **RNA soluble** o **de transferencia** (*s*RNA). Hay por lo menos 20 tipos diferentes de *s*RNA, uno para cada tipo de aminoácido. La enzima activadora es capaz de «reconocer» tanto un aminoácido dado como su *s*RNA y producir una unión entre ellos (Fig. 15-16).

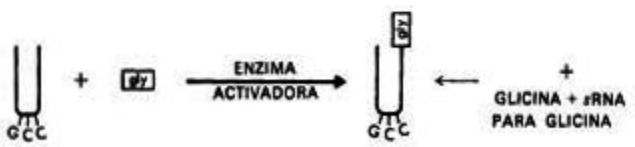


FIG. 15-16

4) Una vez que los aminoácidos se han adherido a sus respectivas moléculas de *s*RNA, se mueven hacia los ribosomas. Es en la superficie de los ribosomas en donde la síntesis de proteínas ocurre en realidad. La superficie ribosomal sirve para orientar las moléculas de *s*RNA que se acercan de tal manera que se unen en el sitio apropiado con el *m*RNA.

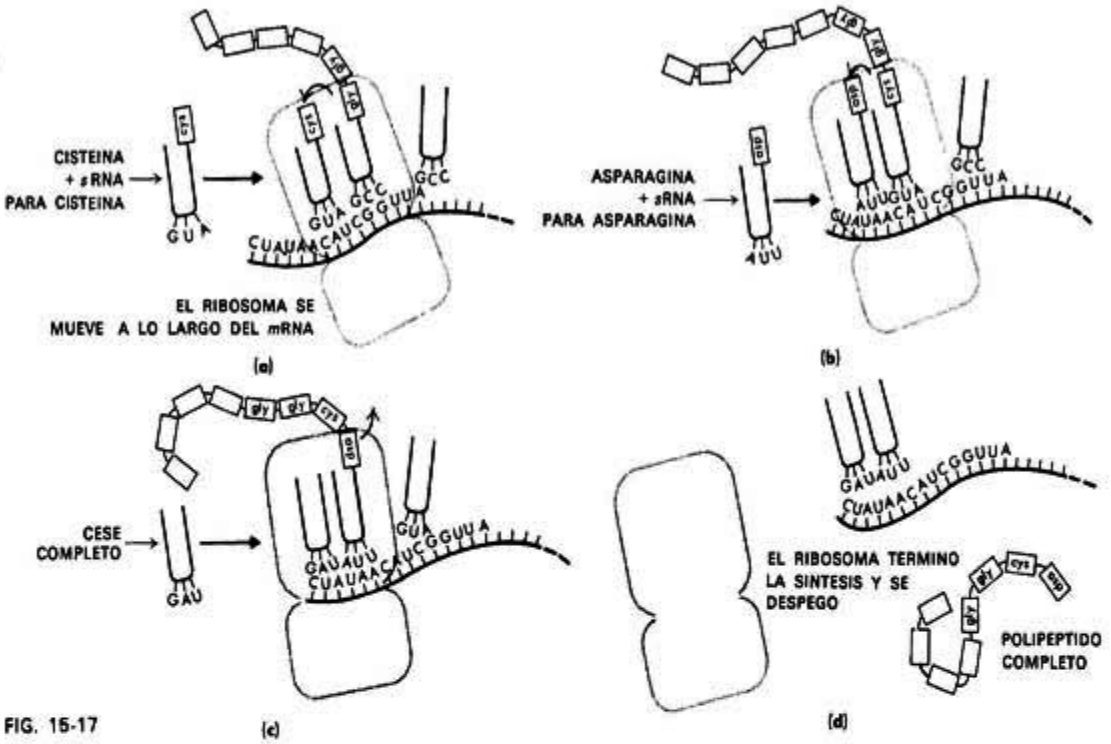


FIG. 15-17

Hay una relación entre la manera como se cree que ocurre esta unión y la estructura de la molécula de *s*RNA. Puesto que el *s*RNA cristalizado es difícil de obtener, la determinación de la estructura del *s*RNA por difracción con rayos X no ha tenido el éxito que tuvo este método con el DNA (a pesar de que con otras técnicas se ha averiguado el orden de los nucleótidos de dos moléculas de *s*RNA). Sin embargo, el *s*RNA parece que es un solo cordón, el cual está doblado sobre sí mismo, como una pinza para el cabello. En un extremo de la molécula del *s*RNA se encuentra un triplete con las bases citosina, citosina y adenina. Es aquí en donde la enzima activadora pega el aminoácido apropiado. En el otro extremo, la pinza se dobla dejando tres bases no pareadas. Se presume que estas tres bases se fijan en una tripleta complementaria en la molécula de *m*RNA. Por lo tanto, por ejemplo, una molécula de *s*RNA con la tripleta de bases A G U se fijará en el *m*RNA solamente donde se encuentre una tripleta U C A. Una molécula de *s*RNA con una tripleta de bases A C U se unirá a una molécula de *m*RNA en donde se encuentre la tripleta de bases U G A. Por lo tanto, el orden de las bases en la molécula de *m*RNA, determinado originalmente por el orden de las bases en el DNA que lo sintetizó determina la selección del tipo de *s*RNA. Esta selección, desde luego, selecciona indirectamente el aminoácido que se adhiere a la molécula de *s*RNA. Más aún, puesto que el *s*RNA apropiado se fija en el patrón del *m*RNA, los aminoácidos que llevan se colocan en la alineación espacial apropiada, separados por enlaces péptidos que se forman entre ellos.

A medida que el ribosoma se mueve a lo largo de la molécula de *m*RNA mensajero, las moléculas de *s*RNA «leen» el código y forman una cadena creciente de polipéptidos, principiando en el extremo del grupo aminoterminal. Cuando la nueva cadena polipeptídica sintetizada se completa, se libera por un mecanismo enzimático todavía no determinado.

En consecuencia, la hipótesis gene-proteína, una modificación original de la hipótesis gene-enzima debe modificarse de nuevo en una hipótesis dc «gene-cadena polipeptídica». Mediante la serie de pasos que acabamos de discutir, el orden de las bases a lo largo de la molécula de DNA especifica los tipos y el orden de los aminoácidos a lo largo de la cadena polipeptídica de las moléculas de proteína, estableciendo, de este modo, la estructura primaria y lo singular de la proteína. Para agregarle cierto colorido, la nariz de papi aparece en la cara del nene porque el DNA del huevo fertilizado contiene el orden correcto y específico de bases que dieron origen a los mensajes apropiados que, a su vez, fueron traducidos en proteínas particulares de las células nasales que formaron esa nariz especial.

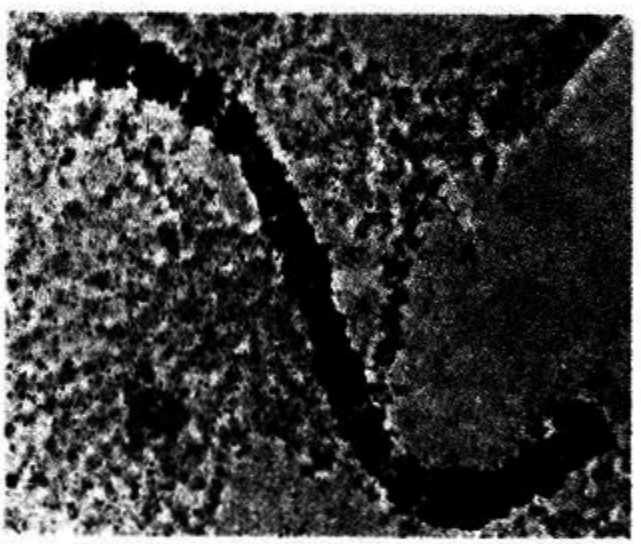


FIG. 15-18. Evidencia obtenida por autorradiografía de la síntesis de RNA en ciertas regiones del cromosoma. (Este cromosoma es de la larva de un jején, *Chironomus tentans)*. Las regiones a lo largo del cromosoma en el cual el RNA está siendo sintetizado, cambia a medida que el animal se desarrolla, indicando que diferentes grupos de genes entran a actuar en tiempos diferentes. (Foto cortesía del Dr. C. Pelling, Max Planck Institut für Biologie, Tübingen.)

Se debe recordar que el proceso completo de la síntesis de proteínas que acabamos de describir es todavía un modelo tentativo hipotético, sujeto a las modificaciones que se originen por futuros datos experimentales. Algunas partes de este proceso, como es el punto en el cual las bases del *s*RNA se unen al patrón del *m*RNA, son pura conjetura, basadas primariamente en el hecho de que parece razonable. Sin embargo, otras partes tienen una buena evidencia experimental que las apoya. Desde que sería, desde luego, imposible analizar todos los experimentos significativos, se citarán solamente unos pocos trabajos representativos.

En el primer paso, se propuso que el DNA sintetiza una molécula de *m*RNA con un orden complementario en las bases. Esta hipótesis se puede verificar exponiendo los cromosomas del jején, *Chironomus tetans*, a una base marcada con uracil tritiado. Desde luego, el uracil formará parte de cualquier *m*RNA sintetizado a lo largo del cromosoma, pero no del DNA (que contiene timina en lugar de uracil).

Hipótesis: *Si...* el DNA sintetiza el *m*RNA a lo largo del cromosoma,...

Predicción: *entonces...* el uracil marcado con tritio debe aparecer en los lugares del cromosoma en donde los genes son activos.

La película radioautográfica mostrará áreas oscuras sobre ciertas regiones de cromosoma (Fig. 15-18). Casi con seguridad, estas áreas oscuras representan puntos en los cuales se está sintetizando el *m*RNA. Por lo tanto, los experimentos apoyan la hipótesis.

FIG. 15-19. La célula de *tetrahymena* a la izquierda ha crecido en un medio que contiene citidina marcada con un isótopo. Cada punto oscuro representa la vía seguida por un electrón emitido desde el átomo de tritio (H_3) que está formando parte del RNA sintetizado recientemente. Nótese la concentración de estos puntos oscuros dentro del núcleo. A la derecha, una radioautografía de una célula expuesta también a citidina marcada con tritio pero que se ha dejado crecer después en un medio libre de citidina marcada. Obsérvese que los patrones de puntos oscuros apoyan la hipótesis que propone que el RNA sintetizado en el núcleo pasa al citoplasma y que se supone transmite el código genético a los ribosomas. (Foto cortesía de David M. Prescott, University of Colorado Medical School. Reproducida con permiso de J. D. Watson, *Molecular Biology of the Gene*. New York: W. A. Benjamin, Inc., 1965.)

¿Qué evidencia hay de que el código genético se lleva en una tripleta de bases y no en una sola base, o en un doblete o en una combinación de más de tres? Una hipótesis que proponga una sola base se contradice inmediatamente; una sola base permitiría la selección de solamente cuatro aminoácidos (uno por cada base). A una hipótesis de código doble le va un poco mejor; pero solamente se podrían seleccionar 4^2 ó 16 aminoácidos (tabla 15-2). No obstante, el número mínimo de bases que podría relacionarse con la selección de los aminoácidos es tres. Esta hipótesis permite 4^3 ó 64 selecciones, que son más que suficientes.

Una prueba más directa de la hipótesis del código triple se basa en técnicas refinadas, que permiten la inserción o la supresión de bases de una serie. Invariablemente, al insertar o suprimir 1, 2 ó 4 bases en una serie, se altera el sistema, se sintetizan proteínas no funcionales. Cuando se sigue la misma técnica, pero con tres bases, los genes se mantienen funcionales. Todos estos resultados están de acuerdo con las predicciones de la hipótesis del código triple.

TABLA 15-2 POSIBLES UNIDADES CLAVES PARA CODIGOS DE UNA SOLA BASE Y DE DOS BASES*

	CODIGO DE UNA SOLA BASE	CODIGO DE DOS BASES			
POSIBLES UNIDADES CLAVES	A	AA	UA	GA	CA
	U	AU	UU	GU	CU
	G	AG	UG	GG	CG
	C	AC	UC	GC	CC

* De Baker y Allen, *Matter, Energy and Life.*

Desde luego, el que el orden de bases a lo largo de la molécula de *m*RNA juegue algún papel en la determinación de la selección de aminoácidos y el orden en la cadena de polipéptidos, es solamente una hipótesis. Una sólida prueba de esta hipótesis la provee un RNA sintético que contiene solamente uracil.

Hipótesis: *Si*...el orden de las bases nitrogenadas a lo largo de la molécula de *m*RNA determina la selección y el orden de los aminoácidos incorporados en la cadena de polipéptidos,...

Predicción: *entonces*... un *m*RNA sintético, conteniendo solamente uracil, debe dirigir la síntesis de una cadena polipeptídica formada sólo por un tipo de aminoácidos.

TABLA 15-3 CODIGO TRIPLE DE NUCLEOTIDOS PARA AMINOACIDOS*

AMINOACIDO	BASES DEL RNA †	AMINOACIDOS	BASES DEL RNA †
FENILALANINA	UUU	ISOLEUCINA	UUA
ALANINA	UCG	LEUCINA	UUC, UUG, UUA
ARGININA	UCG	LISINA	UAA
ACIDO ASPARTICO	UAG	METIONINA	UAG
ASPARAGINA	UAA, UAC	PROLINA	UCC
CISTEINA	UUG	SERINA	UUC
ACIDO GLUTAMICO	UAG	TREONINA	UAC, UCC
GLUTAMINA	UCG	TRIPTOFANO	UGG
GLICINA	UGG	TIROSINA	UUA
HISTIDINA	UAC	VALINA	UUG

* De Baker y Allen, *Matter, Energy and Life.*

† A = adenina, G = guanina, U = uracil, C = citosina.

Los experimentos confirman la predicción. Se produce una cadena de polipéptidos, que contiene solamente el aminoácido fenilalanina. Este experimento también nos dice que la tripleta de bases U U U codifica la alanina. Entonces, el orden de las bases en la porción que la codifica en la molécula de DNA debe ser A A A.

Hasta la fecha, más de 50 de las 64 posibles combinaciones de bases triples (tabla 15-3) se han relacionado con aminoácidos. Desde luego, esto significa que el código genético se debe **degenerar;** es decir, que más de una tripleta puede seleccionar el mismo aminoácido. La leucina, por ejemplo, es seleccionada por U U C, U U G, o U U A. Parece probable que cada una de las 64 posibles combinaciones de tripletas seleccionen a más de uno de los veinte aminoácidos. Sin embargo, lo más significativo es que hasta ahora toda la evidencia experimental indica la universalidad del código genético a través del mundo viviente. Los experimentos con extractos de tejidos muestran que la tripleta que selecciona un determinado aminoácido en los mamíferos es idéntica a la que seleccionó el mismo aminoácido en *E. coli.*

15-14 EL GENE

Entonces, ¿qué es el gene? Mucho se ha progresado desde que se comenzó con los «factores» genéticos mendelianos. A través del desarrollo de la genética, se han propuesto muchos modelos satisfactorios de genes, que después de un análisis más profundo dejan de ser satisfactorios (recuérdese el modelo de cadena de cuentas de la relación gene-cromosoma). En genética molecular, la ruptura de la molécula del DNA destruye el gene. Por lo tanto, aunque se sabe mucho sobre el añálisis genético al nivel submolecular, la definición de un gene se puede obtener solamente trabajando con la entidad funcional completa, representada por el concepto de gene.

Ahora, tal definición es posible. La relación entre el DNA y la proteína cuya estructura especifica, se puede representar así (las flechas alrededor del DNA muestran que el patrón para su propia duplicación):

El saber que las proteínas son el producto final de la función del gene, nos permite trabajar en retroceso para determinar el gene. Una proteína de tamaño normal contiene aproximadamente 500 aminoácidos. Para la selección de cada uno de ellos, se necesita una tripleta (tres bases). Por lo tanto, *el gene de esta proteína, es un pedazo de molécula de DNA que tiene 1.500 pares de bases.* Para otras proteínas, dependiendo de su tamaño, el gene correspondiente será más o menos largo. Es tan interesante como satisfactoriamente intelectual, notar que este cálculo del tamaño del gene está de acuerdo con los cálculos hechos en base de investigaciones macroscópicas, como son los datos obtenidos en experimentos de mapeo genético.

Un método más directo de obtener la misma conclusión en relación con el tamaño del gene es simplemente dividir el número de nucleótidos en un cromosoma por el número de genes localizados en él. Por ejemplo, se sabe que hay más de 50 genes en

el cromosoma del virus bacterial T4, cuyo peso molecular es de 120 millones. Esto significa que el peso molecular promedio por gene es 24 millones. Es posible, desde luego, que el peso sea menor, puesto que posiblemente no se han identificado todavía todos los genes en el cromosoma.

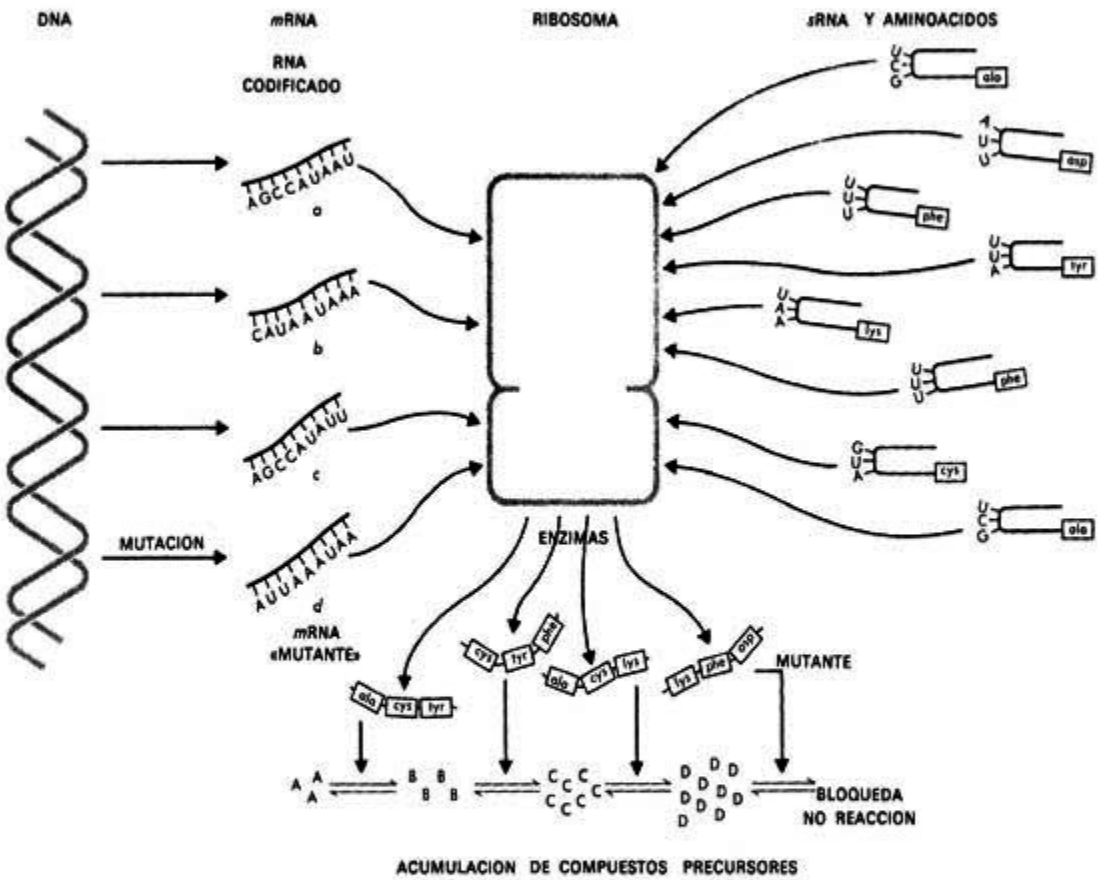


FIG. 15-20. La hipótesis de Watson y Crick (que una mutación se deba a un cambio en el tipo o en el orden de los pares de bases a lo largo de la molécula de DNA) presenta un nuevo aspecto para aproximarse a la mutación genética y a sus efectos en el fenotipo. En la serie de reacciones de la figura, el compuesto E no se puede formar porque la enzima que cataliza su producción a partir del compuesto D está ausente o es defectuosa.

Ya con este nuevo concepto de gene, podemos echar de nuevo una ojeada más detenida sobre algunos fenómenos asociados con él. Es posible, por ejemplo, formular la hipótesis de que el entrecruzamiento envuelve la ruptura y reunión de moléculas intactas de DNA y hay evidencia experimental sólida para apoyar esta hipótesis. Las mutaciones se pueden ver ya sea como un cambio en el orden de los pares de bases a lo largo de la molécula de DNA o un cambio en los tipos de bases que están presentes allí (Fig. 15-20).

Cualquier cambio traerá como consecuencia un cambio en el orden de los aminoácidos en la proteína sintetizada, o en la sustitución de un aminoácido por otro. La anemia perniciosa que se discutirá en la Sección 19-5 se produce por la sustitución de la valina por el ácido glutámico en solamente uno de los 200 aminoácidos de la hemoglobina. Este factor ilustra que un cambio bastante ligero puede tener efectos muy grandes en el organismo.

El nuevo concepto de gene también nos permite imaginar cómo los agentes químicos, como el ácido nitroso, pueden causar las mutaciones genéticas. El ácido nitroso es capaz de convertir una base nitrogenada en otra. Esto resulta en la selección de un aminoácido diferente al que normalmente debería haber sido seleccionado.

Hasta el concepto mendeliano de un factor recesivo toma un nuevo cariz a la luz del presente concepto de gene. La recesividad de un gene se puede ver a menudo como su incapacidad de producir una proteína funcional. Por otra parte, el gene dominante produce suficiente proteína funcional para cubrir la falla del gene recesivo. Aunque el número total se puede reducir, habría probablemente un número suficiente de moléculas funcionales de enzima para catalizar las reacciones metabólicas. O posiblemente hay un mecanismo de control que aumenta la producción de *m*RNA en el gene dominante para compensar la falta de actividad de su alelo recesivo. Sin este aumento compensatorio, podría resultar un fenotipo intermedio.

Queda aún un último problema. Con la evidencia que apoya firmemente la replicación de *todo* el material genético durante la división celular, es evidente que cada célula de un organismo viviente contiene el mismo complemento de genes. Esto origina una pregunta: «¿qué hace que estas células sean diferentes?». ¿Por qué, por ejemplo, las células glandulares secretan ciertas hormonas proteicas específicas mientras que las células del encéfalo no? Parece evidente que los genes deben estar controlados por algún mecanismo selectivo, permitiendo el funcionamiento de algunos e impidiendo el de otros. La manera mediante la cual se cree que funciona esta hipótesis se discutirá en el Capítulo 16.

15-15 CONCLUSION

La evidencia de que los genes están localizados a lo largo de los cromosomas en un orden linear proviene de investigaciones de ligamento, entrecruzamiento, mapeo y aberraciones cromosómicas. Se discutió el papel de la mosca de la fruta en genética al establecer la herencia de las características ligadas al sexo y avance de la genética moderna.

Se citaron ejemplos que muestran cómo los genes pueden influir el uno sobre la acción del otro. Se trazó la naturaleza del gene; la capacidad del DNA para transformar bacterias de una cepa en otra se demostró que el DNA es el material genético primario.

Se vio que el DNA estaba formado por cordones helicoidales de azúcar y unidades fosfato unidas por cuatro bases nitrogenadas. El orden de estos pares de bases se propuso como el medio por el cual una especie de organismo viviente se diferencia de otra. Se propuso que la molécula se replicaba separándose por los sitios en donde

las bases se unían unas con otras por medio de enlaces de hidrógeno, cada uno de los cordones formaba su complemento por la adición de nucleótidos apropiados presentes en el ambiente celular que los rodea.

La función del gene se delineó desde la hipótesis original de un gene —una enzima, al concepto presente de un gene— una cadena de polipéptidos. Finalmente, se discutió el código genético —el método por el cual el DNA codifica el tipo y orden de aminoácidos en la cadena de polipéptidos—. También se discutieron algunos de los resultados de las investigaciones sobre las cuales se basa la hipótesis del sistema modelo. El DNA transcribe el orden de sus bases en el *m*RNA éste, entonces, lo lleva a los ribosomas para ponerlo en acción.

La hipótesis del sistema modelo completo, incluyendo el concepto de Watson y Crick sobre la estructura del DNA, provee una estructura útil mediante la cual el genetista no sólo puede explicar sus observaciones y datos obtenidos experimentalmente, sino también predecir el comportamiento de sistemas genéticos, con los cuales trabaja.

EJERCICIOS

1. Si un hombre sano se casa con una mujer hemofílica, ¿será posible que ellos tengan niños normales? ¿Qué diría Vd. sobre el sexo de la descendencia que resulta normal en este matrimonio?
2. Si un hombre ciego para el color se casa con una mujer normal, sana, cuyo padre ha sido ciego para el color, podrían tener un hijo con vista normal? ¿Podrían tener una hija ciega para el color?
3. Un hombre y su esposa tienen ambos una visión normal, pero su primer niño es ciego para el color. ¿Cuáles son las probabilidades de que su siguiente hijo sea una hija ciega para el color? ¿Cuáles son los genotipos de los padres del hombre y de su esposa?
4. En el hombre, la migrania (un tipo de dolor de cabeza) se debe a un gene dominante. Una mujer que tiene una visión normal y no sufre de migrania lleva a su hijo donde un médico para que le haga un examen. Durante el examen el doctor encuentra que su paciente está sufriendo tanto de migrania como de ceguera para el color. ¿Qué se puede inferir inmediatamente sobre el padre de ella?
5. ¿Qué proporción de progenie humana recibe un cromosoma *X* del padre? ¿Qué proporción recibe uno de la madre? ¿Qué proporción recibe un cromosoma *X* de la madre y un cromosoma *Y* del padre?
6. Ichthyosis hystrix gravior es una enfermedad caracterizada por una piel gruesa, rugosa, y cornificada. Se transmite siempre del padre que presenta esta condición a todos sus hijos; nunca ocurre en las niñas. Formule una hipótesis que explique la herencia de esta condición.
7. El macho de la mariposa del trébol es siempre amarillo, pero la hembra de la mariposa del trébol puede ser blanca o amarilla. El color blanco se debe a un gene dominante *W*; el amarillo se debe a su alelo recesivo *w*. ¿Cuál es el genotipo de una hembra amarilla? Proponga una hipótesis para sugerir por qué un macho del mismo genotipo no muestra las mismas características. Planee un experimento para verificar su hipótesis.
8. En ratas, la pigmentación se determina por un gene dominante *P*, el albinismo por su alelo recesivo *p*. El color oscuro del pelaje se debe a un gene dominante *B*, el color blancuzco a su alelo recesivo *b*. Sin embargo, para que el gene negro se exprese, debe estar presente el gene *P*. Si una rata con las características *PPBB* se cruza con otra cuyas características son *ppbb*, ¿cuáles serán los genotipos y fenotipos de la primera generación?
9. En un matrimonio en el que ambos son heterozigotes para el albinismo, se esperaría que la distribución en su descendencia, sea de tres con pigmentación normal a un albino. Sin embargo, los estudios de un gran número de familias en las cuales existe el albinismo, presenta una situación interesante: los albinos eran más del 25 % de la descendencia de estas familias. Más aún, cuanto menos niños haya en cada familia, mayor será la proporción de albinos entre ellos. Sin embargo, los genetistas, mantienen que estos resultados están todavía perfectamente de acuerdo con los principios mendelianos. Ofrezca una explicación para esta discrepancia.

10. Explique por qué se sabe tanto sobre los medios por los cuales la *Drosophila melanogaster* hereda sus características, mientras que se conoce muy poco sobre los medios por los cuales las hereda el hombre.
11. Describa las principales conclusiones que se pueden sacar de los trabajos experimentales en DNA llevados a cabo por: *a*) F. Griffith; *b*) Avery, MacCarty y LacMeod; *c*) Hershey y Chase; *d*) Watson y Crick.
12. Explique las líneas gráficas en la figura 15-21 según el experimento llevado a cabo por Meselson y Stahl para verificar la hipótesis de Watson y Crick de la duplicación del DNA. ¿Qué tipo de líneas se encontrarían después de la cuarta generación de bacterias?

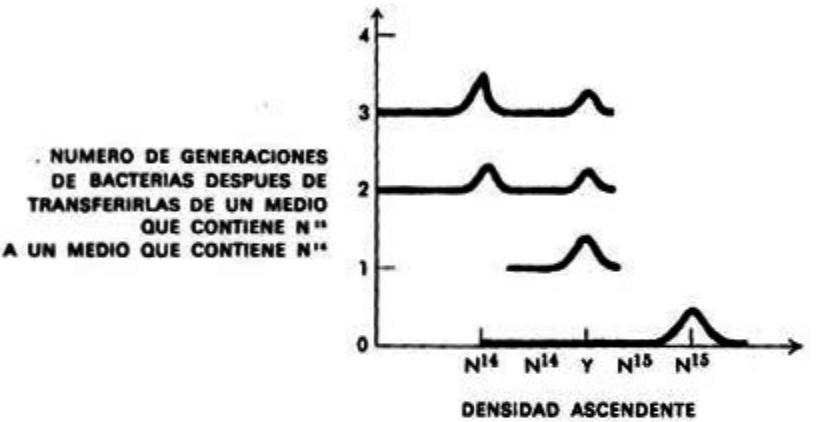


FIG. 15-21

13. En el ratón se conoce un color amarillo en el pelaje (ver placa coloreada IV). Cruces entre ratones de pelaje negro y ratones de pelaje amarillo dieron una razón de 1 ratón de pelaje negro a 1 de pelaje amarillo. Estos ratones negros se cruzaron entre sí, produciendo solamente jóvenes de pelaje negro. Estos resultados están de acuerdo con una hipótesis que propone un genotipo *BB* para el ratón negro y *Bb* para el ratón amarillo. Sin embargo, esta hipótesis también predice que los cruces entre ratones amarillos deben dar una razón de 1 negro a 2 amarillos a 1 del color que resulte del genotipo *bb*. Sin embargo, no se obtiene esta razón. En lugar de esto, el resultado es una razón de 1 ratón de pelaje negro a 2 de pelaje amarillo. Investigaciones posteriores salvan la hipótesis. Al disecar el útero de las hembras amarillas que dieron esta razón de 1 : 2, se observa que ¼ de la descendencia suspende su desarrollo embriológico en los primeros estados y mueren antes del nacimiento. Entonces, es evidente que el genotipo *bb* representa una combinación letal y el organismo no puede sobrevivir. Sugiera cómo, de acuerdo con los conceptos modernos de acción de los genes, una combinación de genes letales podría actuar para producir sus efectos.

LECTURAS SUGERIDAS

I. Sobre la herencia del sexo

MITTWOCH, URSULA. «Sex Differences in Cells.» *Scientific American*, julio de 1963, p. 54. Discute algunas de las diferencias citológicas entre células masculinas y femeninas. Estas distinciones muestran cómo se determina la diferenciación sexual.

II. En genética humana y eugenesia

DARWIN, MAJOR LEONARD, *What Is Eugenics?* (New York: Galton Publishing Co., 1929). Una descripción corta por un decidido creyente en la eugenesia.

DUNN, L.C., *Heredity and Evolution in Human Populations* (Cambridge, Harvard University Press, 1962). Una descripción bien escrita e interesante sobre algunos de los trabajos recientes en genética humana y evolución. Sumamente recomendado, no técnico.

OSBORN, FREDERICK, *Preface to Eugenics* (New York: Harper & Bros., 1951). Una introducción más reciente y detallada a los problemas de eugenesia, que la de Darwin que se menciona antes. Es también más técnica.

REED, SHELDON, *Parenthood and Heredity* (New York: Wiley, Science Editions, 1964. Por un profesor de la Universidad de Minnesota. Discusión de muchos problemas genéticos en los seres vivientes. El libro es especialmente valioso e interesante porque incluye muchos ejemplos.

STERN, CURT, *Principles of Human Genetics* (San Francisco, W.H. Freeman & Co., 1960). Un libro introductorio general de genética humana que sirve mejor como una fuente de referencia. Está bien organizado y es completo.

III. Sobre genética bioquímica

BEARN, A.G., «The Chemistry of Hereditary Disease.» *Scientific American,* diciembre de 1956, p. 127. Este artículo discute algunos de los trabajos más importantes en la bioquímica de las características heredadas tales como la alcaptonuria o enfermedad de Wilson.

BENZER, SEYMOUR, «The Fine Structure of the Gene.» *Scientific American,* enero de 1962, p. 70. Este artículo discute cómo se ha estudiado en gran detalle el «gene» de la genética tradicional. Ahora se sabe que el gene consta de partes más pequeñas —los cistrones— que se cree representan segmentos de una molécula de DNA.

CRICK, F.H.C., «The Genetic Code.» *Scientific American,* octubre de 1962, p. 66. Discute cómo fue descubierto el código triple y muestra cómo cada aminoácido en la proteína está codificado por una tripleta específica. Un buen artículo de revisión.

DEERING, R.A., «Ultraviolet Radiation and Nucleic Acid.» *Scientific American,* diciembre de 1962, p. 135. Este artículo muestra cómo los efectos de la radiación ultravioleta en los organismos vivientes se pueden relacionar con cambios en ácidos nucleicos, especialmente DNA.

HURWITZ, GERARD, «Messenger RNA.» *Scientific American,* febrero de 1962, p. 41. Este artículo discute la información básica conocida tanto sobre la estructura como la funicón del RNA mensajero. También discute el mecanismo general de síntesis de proteínas.

INGRAM, VERNON, «How Do Genes Act?» *Scientific American,* enero de 1958, p. 68. El artículo discute el problema de la anemia perniciosa y cómo este problema aclara parcialmente la manera como los genes influyen sobre la estructura proteica. Esta es todavía una de la mejores discusiones sobre el problema de la anemia perniciosa a pesar de que este artículo está ahora un poco pasado de moda.

NIRENBERG, MARSHALL W., «The Genetic Code: II.» *Scientific American,* marzo de 1963, p. 80. Este artículo es una continuación del de Crick. Es un artículo que abarca en más detalle el mecanismo actual de síntesis de proteínas a partir del código.

RICH, ALEXANDER, «Polyribosomes.» *Scientific American*, diciembre de 1963, p. 44. Este artículo revisa los hallazgos recientes que muestran que los ribosomas se alínean a lo largo de la molécula del RNA mensajero durante la síntesis de las proteínas.

SINSHEIMER, ROBERT, «Single-Stranded DNA.» *Scientific American*, julio de 1962, p. 109. El descubrimiento del DNA de un solo cordón en el bacteriófago que parasita E. coli ha llevado a nuevos estudios sobre la estructura del DNA y el RNA. Un buen artículo para aquéllos que estén interesados en más detalles acerca de la bioquímica de la molécula del DNA.

STRAUSS, B. S., *An Outline of Cheminal Genetics* (Philadelphia, W. B. Saunders, 1960). Una revisión muy buena, pero muy difícil de este nuevo campo. El texto del libro no está escrito técnicamente, pero exige una lectura muy dedicada. Recomendado para los estudiantes que están realmente interesados.

WATSON, J. D., *Molecular Biology of the Gene* (New York: W. A. Benjamin, Inc., 1965). Una revisión excelente de genética molecular. El Dr. Watson es una notable excepción de la generalización de que los científicos de gran talla no pueden escribir.

CAPITULO 16

BIOLOGIA DEL DESARROLLO

16-1 INTRODUCCION

En el capítulo anterior, se discutieron los métodos que utilizaron los genetistas bioquímicos para abordar el código genético, los medios por los cuales los genes codifican la construcción de proteínas específicas para un organismo. El trabajo ha progresado rápidamente durante los últimos diez años, y hoy parece casi cierto que la solución completa del código genético no está muy lejos.

Sin embargo, aunque los genetistas bioquímicos puedan dominar la biología actual, esto no puede durar mucho tiempo. Los genetistas bioquímicos necesariamente están limitados a una porción fraccionaria de una célula. Los biólogos deben ir más allá. El biólogo debe preocuparse por las interacciones entre gene y célula, célula y célula, grupos de células con otros grupos de células y finalmente, entre organismos completos.

La **embriología** estudia el desarrollo de plantas y animales durante las primeras etapas de sus vidas. ¿Cómo es posible, se pregunta el embriólogo, que en 280 días un solo huevo humano fertilizado pueda convertirse en la masa móvil de 25 millones de células que llamamos un bebé? La pregunta es compleja y las respuestas son todavía más complejas. La embriología y los campos relacionados de la biología del desarrollo atacan problemas que son centrales para toda la biología. El propósito en este capítulo es brindar una discusión detallada de estos problemas y de los medios experimentales mediante los cuales se abordan.

16-2 LOS ANTECEDENTES

En general, hay dos maneras mediante las cuales puede ocurrir el desarrollo embriológico. En la primera, el huevo podría contener una pequeña miniatura del adulto que bajo condiciones apropiadas simplemente crecería para alcanzar un mayor desarrollo. Puesto que esta idea implica la presencia de un individuo ya formado dentro del huevo, se llama la **teoría de la preformación.** En la segunda, el organismo joven podría desarrollarse a partir de una masa amorfa de material viviente. Se desarrollaría por **diferenciación** de las diversas partes del cuerpo a partir de este material sin forma. Este tipo de desarrollo se llama **epigénesis.**

¿Cuál de las explicaciones es la correcta? El filósofo griego Aristóteles (384-322 antes de Cristo), llamado con frecuencia el «Padre de la Embriología» observó fascinado el desarrollo de huevos de gallina. De acuerdo con sus observaciones, él se inclinó en favor de la epigénesis y este concepto prevaleció durante unos 2.000 años.

Durante los siglos XVI, XVII y XVIII, la atención se centró de nuevo en el problema del desarrollo embriológico. La selección de Aristóteles, es decir, la epigénesis se convirtió en una teoría poco popular, y se llegó a la creencia general de que en realidad había un individuo pequeño, preformado, que simplemente crecía en tamaño durante el desarrollo embriológico.

Pero surgió un nuevo problema: ¿en dónde *estaba* este individuo preformado? ¿Debía estar necesariamente en el huevo? El fluido seminal del macho había estado asociado durante mucho tiempo con el desarrollo de los niños. En realidad, la palabra *semen* significa «semilla». Algunos hombres pensaron que el útero simplemente proveía la tierra apropiada en la cual podía crecer la semilla del macho. Esta creencia es muy antigua, pues la Biblia se refiere a menudo a la semilla del hombre pero nunca a la semilla de la mujer. Por lo tanto, los preformistas se dividieron en dos escuelas con ideas diferentes. Un grupo creyó que el individuo preformado estaba en el huevo y el otro grupo creyó que estaba en el espermatozoide.

Estas creencias dieron margen a ciertas dificultades. Si había un individuo preformado dentro del óvulo *o* del espermatozoide, entonces debería haber otro individuo preformado dentro del individuo preformado; dentro del segundo individuo preformado debería haber un tercero, y así sucesivamente. Por consiguiente, la creencia en la preformación exigía la necesidad de creer en una gran serie de individuos preformados progresivamente más pequeños, que contenía cada uno dentro de sí otro individuo más pequeño.

Se podría pensar que este hecho habría sido el final de la teoría de la preformación; sin embargo, no sucedió así. Algunos hombres prominentes empezaron a hacerse conjeturas sobre cuántos individuos preformados debería haber llevado en sus ovarios Eva, «la primera mujer» (el cálculo fue de unos doscientos millones). Se pensó que el mundo se acabaría cuando se terminara esta provisión y se hicieron predicciones sobre cuándo ocurriría esto.

A pesar de que la teoría de preformación puede parecer extraña hoy en día, estos hombres no eran ignorantes; por el contrario, hicieron muchas observaciones cuidadosas. Ellos estaban simplemente despistados por lo que observaban. Los huevos de gallina parecía que tenían pollos preformados dentro de ellos. Se observó

que los huevos de afidios se desarrollaban sin haber sido fertilizados. Se observaron insectos adultos preformados estrechamente empacados en los huevos de los insectos. Todo esto parecía constituir una mayor evidencia en favor de la teoría de la preformación.

Hoy se tienen otras explicaciones para estas observaciones. Los exámenes de huevos de gallina con los «individuos preformados» se hicieron en regiones de clima caliente. En consecuencia, es muy posible que los huevos ya hubieran tenido un desarrollo embriológico avanzado cuando se examinaron. Los huevos de afidios se desarrollan a menudo sin fertilización, un fenómeno conocido como **partenogénesis.** Los huevos de insectos posiblemente no fueron huevos, sino el estado ninfal de metamorfosis.

A partir de 1800 se hicieron observaciones más detenidas sobre el desarrollo de huevos de gallina, que dejaron muy poca duda sobre la inexistencia de pollos preformados dentro de ellos. La teoría aristotélica de la epigénesis tomó un nuevo auge.

16-3 UN NUEVO ENFOQUE

Durante mucho tiempo, las ideas de preformación y epigénesis se basaron enteramente en observaciones hechas durante el desarrollo. Se hicieron muy pocos esesfuerzos por realizar experimentos que apoyaran o desecharan una de las teorías. Sin embargo, en la última parte del siglo XIX, los investigadores, cansados de observar solamente huevos en desarrollo, empezaron a profundizar en ellos. Reconocieron que había un mecanismo desconocido dentro del huevo que inducía su désarrollo. Este mecanismo desconocido no podía alcanzarse directamente, de manera que los embriólogos empezaron a experimentar con el medio ambiente que rodeaba el huevo. De esta manera, pudieron observar los efectos que ciertos cambios en el medio producían sobre el desarrollo. Este cambio a medios más activos de investigación anunció el nacimiento de la **embriología experimental.**

FIG. 16-1. En sus estudios de ranas en desarrollo, Roux se convenció de que ciertas porciones del huevo formaban partes específicas en el animal. La mitad superior del huevo se desarrollaría en la región de la cabeza y la mitad inferior formaría la región posterior. A medida que continuaban los clivajes, las funciones de cada célula se hacían cada vez más específicas. Por lo tanto, Roux vio el embrión joven como un mosaico en el cual cada «baldosa» formaba una parte del diseño total.

Uno de los primeros experimentos que se llevaron a cabo en embriología se diseñó para comprobar una modificación de la teoría de la preformación. Wilhelm Roux (1850-1924) rechazó la idea de un individuo completamente preformado en el huevo fertilizado. El, sin embargo, creyó que ciertas *regiones* en el huevo estaban diseñadas para formar partes específicas del organismo, en una forma muy semejante a las baldosas o piedras individuales que contribuyen a formar el diseño de un mosaico. En realidad, la hipótesis de Roux se conoce como la **teoría del mosaico** (Fig. 16-1)

Roux verificó su hipótesis experimentalmente. El dejó que huevos fertilizados de rana se dividieran en dos células, una de las primeras etapas en el desarrollo embriológico. Luego, mató una de las células con una aguja caliente. Su razonamiento fue el siguiente:

Hipótesis: *Si*.....hay un patrón preformado dentro del huevo fertilizado, ...
Predicción: *entonces*...la célula que permanece viva debe formar solamente una parte del embrión.

Como se muestra en la Fig. 16-2, esto fue exactamente lo que ocurrió. Por lo tanto, Roux pensó que su teoría del mosaico era correcta.

FIG. 16-2. Al matar una célula en el embrión de rana de dos células (a la derecha), Roux obtuvo, en principio, medios embriones. El desarrollo normal se muestra a la izquierda.

Hans Driesch (1867-1941), no estuvo de acuerdo con los resultados de Roux. Driesch llevó a cabo un experimento similar, utilizando huevos de erizo de mar. No obstante, en lugar de matar sencillamente una de las células en el estado de dos células, él separó completamente una célula. La célula restante creció hasta formar un erizo de mar adulto y completo (Fig. 16-3). Este experimento parecía refutar totalmente la teoría original de la preformación, lo mismo que la teoría del mosaico de Roux. Si hubiera habido un individuo preformado dentro del huevo, se habría desarrollado solamente la mitad del embrión.

Aunque los resultados de Roux y Driesch eran contradictorios, las investigaciones posteriores mostraron que estos resultados no eran raros. En algunas especies, cuando los huevos se separan en el estado de dos células dan origen a dos medios embriones; en otros se forman embriones completos. En el erizo de mar, la separación de las células aun en el estado de cuatro células da origen a cuatro animales completos. En cambio, un huevo de lombriz de tierra separado en el estado de dos células da solamente medios embriones. Investigaciones subsiguientes mostraron

que en algunos organismos los materiales celulares se distribuyen desigualmente en las dos primeras células formadas y, por lo tanto, las células separadas no se desarrollan completamente.

Se supo entonces que tanto Roux como Driesch estaban básicamente en lo cierto. La idea original de la preformación completa era falsa. Sin embargo, como indica la teoría del mosaico, algunas regiones que están presentes muy temprano en el embrión en desarrollo, están destinadas a ser partes específicas de organismos individuales. Hoy, la genética bioquímica moderna y la embriología han restablecido la teoría de preformación en una nueva forma. Ahora se reconoce que el embrión está «preformado» en el código genético del DNA. En otras palabras, la «heliografía» con la cual se va a construir el embrión, está presente en los genes del huevo fertilizado. Puesto que estos genes son una combinación del DNA del huevo de la madre y del DNA del espermatozoide del padre. la descendencia mostrará características de construcción que se asemejan a las de ambos padres. *La preocupación de la embriología moderna es aclarar la manera precisa con que se lleva a cabo esta construcción.*

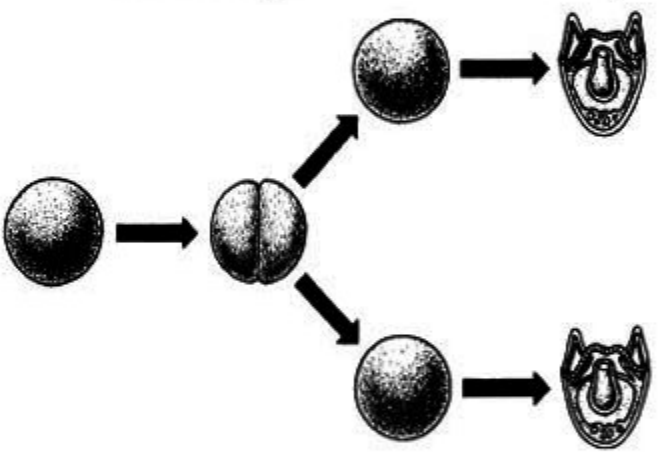


FIG. 16-3. Resultados obtenidos por Driesch en los huevos de erizo de mar. Las dos células formadas por la primera segmentación después de la fertilización se separaba y ambas formaban larvas completas.

16-4 ALGUNAS TEORIAS IMPORTANTES EN EMBRIOLOGIA

Aunque la embriología comenzó con Aristóteles, el trabajo importante se ha hecho mayormente en los siglos XIX y XX. La embriología se desarrolló con la biología moderna y contribuyó a muchas de sus generalizaciones más importantes. Sobresaliendo entre éstas, están la teoría de la evolución, el desarrollo de la genética moderna, la teoría del plasma germinal de August Weismann (Sección 2-5), y la controversia entre el vitalismo y el mecanicismo. En el último caso, la controversia se originó de los experimentos de Roux y Driesch. Los resultados de los experimentos de Driesch parecían indicarle la presencia de una fuerza mística. Esta fuerza, de alguna manera seguía la huella de la «heliografía», de la forma adulta completa. Driesch entonces se convirtió en un campeón en la causa del vitalismo. Roux se le opuso decididamente y los argumentos entre los dos hombres fueron extensos y agrios.

Una teoría prominente del siglo XIX que contribuyó grandemente a la embriología fue la **ley biogenética.** Esta fue la idea brillante de Fritz Muller (1821-1897)

y Ernst Haeckel (1834-1919). Se formula brevemente en la siguiente forma: «la ontogenia recapitula la filogenia». Traducida en un lenguaje simple, esto significa que *el desarrollo de un individuo (ontogenia) repite (recapitula) el desarrollo de su grupo (filogenia)*.

La ley biogenética es el resultado del estudio de los embriones en el desarrollo de los animales complejos. Se notó que todos los embriones empezaban como una sola célula. Por lo tanto, se pensó que así había comenzado la evolución de todos los animales. Más tarde el embrión toma la forma de un saco hueco (la **gástrula**) con dos capas principales de células. Los animales del phylum Cnidaria, cuando son adultos tienen esta forma. Después, el embrión desarrolla una tercera capa, el **mesodermo,** que en un principio es relativamente poco especializado. Los animales del phylum platelminto exhiben este diseño anatómico. Muchos estados en el desarrollo embriológico parece que están representados por un grupo de animales con un diseño anatómico similar.

La ley biogenética recibió apoyo considerable al descubrirse que un embrión humano presentaba orificios semejantes a las aberturas de las agallas en sus primeras etapas de desarrollo. Por lo tanto, se confirmó su paso a través de un estado parecido al del pez. Más tarde, el embrión se cubre de un pelo fino. El riñón de un mamífero es al principio como el de un pez y más tarde como el de una rana, antes de que se desarrolle su propio tipo de riñón. El corazón tiene al principio dos cámaras, como el del pez; después tiene tres cámaras, como el de la rana, y sólo después de estas etapas se convierte en corazón de cuatro cavidades.

El desarrollo de embriones de reptiles brindó un apoyo mayor a la ley biogenética. Los embriones de culebras, por ejemplo, tienen rudimentos de miembros, indicando que algún antepasado poseía miembros. En algunas culebras los huesos de estos miembros se encuentran enterrados dentro de las estructuras vestigiales de los adultos.

Sin duda, la ley biogenética fue de gran importancia para la embriología. Muchos hombres de talento se dedicaron a este campo para tener la satisfacción de encontrar más evidencia que apoyara esta ley. Desafortunadamente, en su afán de apoyarla, a menudo pulieron experimentos a los cuales les faltaba una evidencia definitiva, inclusive a veces eran contradictorios. En primer lugar, algunos estados simplemente no aparecen en los embriones en desarrollo, a pesar de que son de tal naturaleza que un organismo en evolución sencillamente no podría haberlos pasado por alto. Segundo, el orden en el cual aparecen ciertas estructuras en los embriones no sigue siempre el orden en el cual aparecen en la historia de la evolución. En la evolución animal, por ejemplo, los dientes se desarrollan mucho antes que la lengua. Sin embargo, en un embrión de mamífero, la lengua aparece primero.

En realidad, no es sorprendente observar que el desarrollo de los embriones no sigue exactamente el camino evolutivo que tomaron sus especies. Un embrión en desarrollo sigue el camino más conveniente, un camino diseñado para utilizar la energía existente tan eficazmente como sea posible. Por lo tanto, no repetirá todas las etapas evolutivas de sus antecesores, sino solamente aquellos que sean vitales para continuar su desarrollo.

Las aberturas de las agallas aparecen en el hombre simplemente por que los alelos genéticos que inducen su desarrollo no han sido eliminados por la selección

natural. Los tejidos que forman las aberturas de las agallas se usan en un estado posterior del desarrollo para construir otras partes del organismo. Probablemente otros estados fueron eliminados porque el embrión tenía que adaptarse a ambientes diferentes en los cuales se desarrollaba. Por ejemplo, las condiciones que deben afrontar los embriones de reptiles son muy diferentes en la tierra. dentro de una cáscara, que las de sus antecesores anfibios en el agua. Todo esto significa que, a lo largo de la historia de la vida animal, los embriones han tenido que evolucionar lo mismo que los adultos. El desarrollo embrionario de los reptiles de hoy en día, por ejemplo, no es exactamente igual al de sus antecesores primitivos.

Es evidente que la ley biogenética no es un concepto que encierra todo, como se pensó originalmente. Sin embargo, contribuyó mucho tanto a la teoría de la evolución como a la embriológica y cuando se modifica para adaptarse a los conocimientos modernos sobre desarrollo, la ley biogenética es todavía muy útil.

16-5 LA ENERGIA PARA EL DESARROLLO

Todos los organismos vivientes necesitan una fuente de energía y un embrión no es la excepción a esta regla.

A menudo, el primer alimento que recibe un organismo en su vida es la **yema.** La yema está formada de compuestos grasos y proteínas. Los compuestos grasos son una fuente rica en energía y las proteínas son los materiales de construcción para el crecimiento.

Casi todo el mundo conoce la yema del huevo de gallina. La cantidad de yema, como en todos los huevos de aves, es muy grande. Los huevos de los reptiles, como los de las culebras, cocodrilos, tortugas, y lagartos, también contienen una gran cantidad de yema. Los huevos de animales como las ranas e insectos contienen yema también, pero en menor cantidad que los huevos de los reptiles y las aves. Los huevos de mamíferos, como los del gato, perro, conejo o el hombre contienen muy poca cantidad de yema.

A primera vista, lo que acaba de decirse es sorprendente, puesto que, como en realidad sucede, se necesitaría una cantidad mayor de energía y material primario para la formación de un hombre que para la de un pollito. ¿Por qué, entonces, un huevo humano contiene menos yema que el huevo de un pollo?

La respuesta es muy simple. La manera por la cual se desarrolla cada embrión. Consideremos primero los huevos que tienen grandes cantidades de yema. Los pájaros y los reptiles ponen los huevos ya con embriones muy jóvenes desarrollándose dentro de ellos (la fertilización, ocurre, desde luego, *antes* de que se forme la cáscara del huevo). Mientras que el embrión esté dentro del huevo, su única fuente de alimento es la yema. Como consecuencia debe haber una cantidad de yema suficiente para suministrar la energía y la materia prima del desarrollo completo desde el huevo fertilizado hasta el animal joven.

Consideremos ahora el huevo con una mediana cantidad de yema. Este tipo de huevo se encuentra en animales como la rana y la mayoría de los insectos. Estos son,como los pollos, animales complejos, y se necesita una gran cantidad de energía para que se desarrollen desde el huevo fertilizado hasta el estado adulto. La yema

de estos huevos apenas produce la energía y los materiales de construcción suficientes para llevar al huevo fertilizado hasta un estado intermedio de vida libre. Esta forma intermedia es la **larva.** La larva es capaz de alimentarse y almacenar así más alimento. La larva de la rana es el renacuajo. A diferencia del adulto, el renacuajo es vegetariano y se alimenta de plantas acuáticas. Además, puede obtener energía y materia prima por absorción gradual de la cola. La larva de la polilla, u oruga, es un ejemplo de larva de un insecto *.La oruga se caracteriza por su apetito. Al alimentarse, almacena energía que será utilizada para cambiar, finalmente, a su forma adulta. Después de unas pocas semanas, la oruga hila un capullo y se convierte en una **ninfa.** El movimiento es mínimo en el estado de ninfa; por lo tanto, casi toda la energía liberada del alimento que la larva ha ingerido se puede utilizar en su cambio al estado adulto. Este tipo de desarrollo se llama **metamorfosis.** La metamorfosis completa o parcial es típica de organismos que producen huevos con cantidades intermedias de yema.

La mayoría de los huevos de mamíferos tienen muy poca yema. Tampoco hay ningún estado larvario en los mamíferos. Sin embargo, la pequeña cantidad de yema presente es suficiente para llevar el huevo fertilizado a través de sus primeras divisiones celulares. Estas divisiones ocurren a medida que el huevo pasa a lo largo del oviducto. Cuando entra al útero el huevo se implanta en la pared uterina. Hasta el nacimiento, la energía y los materiales primarios vienen de la corriente circulatoria de la madre. En un sentido muy real, el embrión en desarrollo es un parásito.

Se llaman **ovíparos** los animales cuyo embrión en desarrollo se separa de la madre y obtiene su material nutritivo enteramente de la yema del huevo. Casi todos los peces, anfibios, reptiles y aves son ovíparos. En algunos casos, el joven se nutre de la yema, pero todavía se desarrolla dentro del cuerpo de la madre. Estos animales se dice que son **ovovivíparos.** Dos ejemplos son la culebra liga y el delfín o tiburón de arena. En casos en los que el embrión obtiene casi todo su alimento de la madre y se desarrolla dentro del cuerpo, se usa el término **vivíparo.** Con pocas excepciones, los mamíferos son todos vivíparos.

16-6 EL COMIENZO DEL DESARROLLO

El desarrollo embriológico generalmente comienza con la fertilización. Realmente, la fertilización incluye dos procesos: primero, la activación del huevo, y segundo, la unión de los núcleos del huevo y el espermatozoide. Puesto que este último proceso se relaciona con el material hereditario, cae dentro de la esfera de la genética. Como hemos visto en genética, el encuentro de dos gametos es un proceso al azar. No hay evidencia de atracción entre los gametos. Sin embargo, teniendo en cuenta que generalmente se produce un gran número de espermatozoides, y que el huevo es un blanco magnífico (a menudo miles de veces más grande que el espermatozoide) y que las plantas y los animales superiores tienen tubos o conductos para conducir los espermatozoides hasta el huevo, las posibilidades de que ocurra la fertilización son grandes.

* Otros dos ejemplos son las larvas de los escarabajos y las larvas de las moscas.

Una vez que se hace el contacto entre los gametos, se inicia una cadena de eventos químicos y físicos. Primero, los espermatozoides se vuelven «pegajosos» y se amontonan o **aglutinan.** ¿Qué produce la aglutinación de los espermatozoides? Al observar que la aglutinación ocurre cuando el espermatozoide se pone en contacto con el huevo, se puede formular la hipótesis de que una sustancia química que causa la aglutinación se produce ya sea en el huevo o en las membranas que lo rodean.

Esta hipótesis se puede verificar en la siguiente forma:

Hipótesis: *Si...* el huevo o las membranas que lo rodean producen una sustancia química que causa la aglutinación de los espermatozoides,....

Predicción: *entonces...* los espermatozoides deben aglutinarse cuando se coloquen en agua que ha contenido previamente huevos maduros.

Los experimentos verifican la predicción y apoyan la hipótesis. El análisis químico revela una sustancia química compuesta de carbohidratos y proteínas, llamada muy apropiadamente **fertilizina.** Entonces, se puede avanzar más en la hipótesis y decir que el espermatozoide contiene otra sustancia llamada **antifertilizina.** Las antifertilizinas y las fertilizinas se combinan en una forma específica. La fertilizina de un huevo de una especie reacciona mejor con la antifertilizina del espermatozoide de su misma especie. Es como si el espermatozoide, cuando tuviera que entrar en el huevo, debiera llevar la llave correcta para abrir la «cerradura» del huevo.

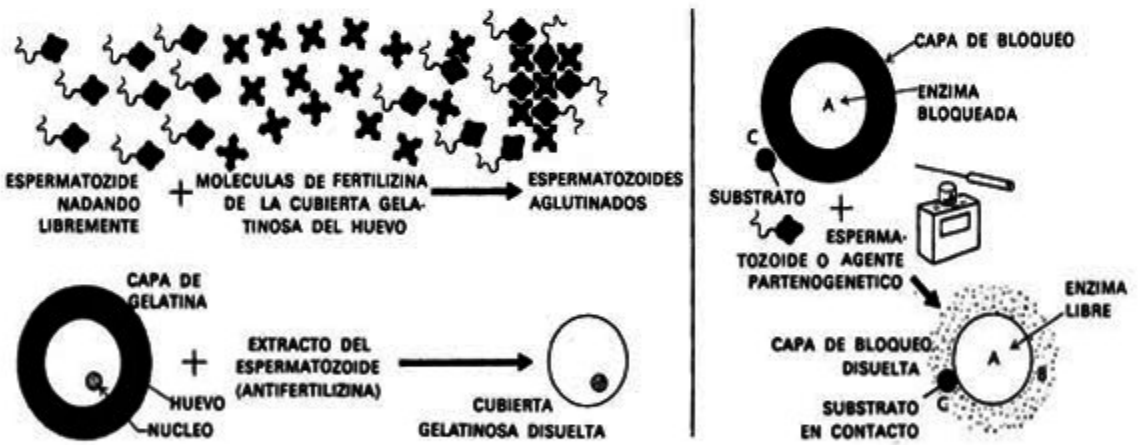


FIG. 16-4. Los espermatozoides de erizos de mar se aglutinan por la acción de un extracto de fertilizina proveniente de las cubiertas gelatinosas del huevo. A su vez, el extracto de espermatozoides que contiene antifertilizina disuelve la capa gelatinosa. Una hipótesis, diagramada a la derecha, imagina la fertilización como una reacción compleja de enzima y substrato. Los reactivos se mantienen separados hasta que se separa la pared B. Puesto que la pared B se puede eliminar por varios medios químicos o físicos, esta hipótesis también ofrece una explicación para la partenogénesis.

La penetración de un espermatozoide en el óvulo también parece ser de naturaleza química. El espermatozoide produce lisinas, que disuelven las membranas del huevo en el punto de entrada. En los equinodermos, el proceso parece ser aún más simple. Las cubiertas gelatinosas del huevo se disuelven con el ácido carbónico. Este ácido se origina a partir del anhídrido carbónico producido en la respiración

de las células espermáticas. En los huevos con membranas muy gruesas y resistentes (peces, insectos) los espermatozoides llegan al óvulo a lo largo de un tubo especial llamado micropilo.

La penetración del espermatozoide en el óvulo induce una actividad considerable. Se dice entonces que el óvulo está «activado»; su desarrollo embriónico ha comenzado. Inmediatamente después de la penetración del espermatozoide, los cambios que ocurren en el citoplasma del huevo, generalmente impiden la entrada de otros espermatozoides.

Se forma una fuerte membrana de fertilización, que el espermatozoide no puede penetrar. Además puede formarse un foso que se llena de fluido a medida que el huevo toma agua.

Sin embargo, contrariamente a lo que se cree en general, la entrada de varios espermatozoides en un huevo no es poco corriente. En muchos animales, incluyendo al hombre, el desarrollo que resulta de esta situación es anormal, y los embriones no viven. En otros animales, como los reptiles y los pájaros, muchos espermatozoides pueden penetrar en un solo óvulo. Pero en tales casos, solamente un espermatozoide es en realidad funcional (esto es, solamente uno se une con el núcleo del óvulo) los otros degeneran en el citoplasma del óvulo.

A pesar de los cambios obvios que produce la fertilización, se sabe muy poco sobre lo que realmente sucede durante el proceso (la Fig. 16-4 ilustra una hipótesis). El hecho de que algunos animales (afidios, abejas, zánganos) se pueden desarrollar sin fertilización (por partenogénesis) demuestra que la fertilización no es absolutamente esencial para el desarrollo. La partenogénesis se puede producir también en el laboratorio. Algunos huevos comienzan su desarrollo si se pinchan con una aguja, se exponen a materiales químicos o a cambios de temperatura, se les dan choques eléctricos o simplemente se agitan. Se ha obtenido un desarrollo normal en la rana por medio de partenogénesis en el laboratorio. Dos mamíferos partenogenéticos (ambos conejos) han nacido vivos. Aparentemente, pues, parece cierto que ningún agente particular es absolutamente necesario para iniciar el desarrollo embriónico.

16-7 PRIMERAS ETAPAS DEL DESARROLLO

Las primeras etapas en el desarrollo de un embrión son casi enteramente epigenéticas. Este hecho complica la situación del embriólogo. Si el embrión estuviera completamente preformado, su desarrollo no sería sino un simple crecimiento en tamaño. Sin embargo, en el desarrollo epigenético, la diferenciación celular y la especialización deben realizarse en un momento preciso y en el lugar exacto para que el individuo sea normal. El trabajo en embriología se ha enfocado, por lo tanto, hacia el problema sobre cómo es posible que a partir de regiones celulares no especializadas, se formen regiones complejas y especializadas en un organismo, porque esto es precisamente lo que ocurre.

En la mayoría de los organismos superiores hay tres regiones celulares no especializadas, llamadas las **capas germinales primitivas.** Las capas germinales primitivas son las primeras áreas diferenciables dentro del embrión animal en las primeras etapas de desarrollo. Ellas darán origen a los tejidos y a los órganos del

animal adulto. Las tres capas germinales primitivas son el **ectodermo** (piel externa), **mesodermo** (piel intermedia) y el **endodermo** (piel interna). La tabla 16-1 muestra algunas de las partes del cuerpo adulto que se originan de estas capas germinales.

Como se ha visto, el desarrollo embriónico comienza generalmente con la fertilización. Los huevos fertilizados, o cigotes, inmediatamente se convierten en un nido de abejas de activicad bioquímica. Muy pronto se lleva a cabo su primera división mitótica **(clivaje).** Las dos células hijas resultates se dividen de nuevo, produciendo cuatro. Cada una de éstas se divide dando origen a ocho células. Las ocho se convierten pronto en 16. Como se puede ver, los primeros clivajes resultan en un aumento geométrico en el número de células. Más tarde, el aumento en número es menos preciso y finalmente se forma una bola hueca constituída por muchos centenares de células.

No todos los organismos muestran el mismo patrón de clivajes. La cantidad de yema presente en las células embriónicas a menudo determina la forma en la que éstas se dividen. La yema está compuesta de material muy denso. Por lo tanto, las células que tienen bastante yema se dividen más despacio que aquellas que contienen menos yema. En el huevo de las aves la yema no se divide en absoluto para formar células individuales.

TABLA 16-1 LAS TRES CAPAS GERMINALES PRIMITIVAS Y LAS PARTES DEL CUERPO QUE SE ORIGINAN DE ELLAS

ECTODERMO	MESODERMO	ENDODERMO
EPIDERMIS DE LA PIEL	TODOS LOS MUSCULOS	EPITELIO DEL CANAL DIGESTIVO, TRAQUEA, BRONQUIOS Y PULMONES
CABELLOS Y UÑAS	DERMIS DE LA PIEL	
GLANDULAS SUDORIPARAS	TODO EL TEJIDO CONJUNTIVO,	HIGADO
SISTEMA NERVIOSO COMPLETO INCLUYENDO LA MASA ENCEFALICA, LA MEDULA ESPINAL, LOS GANGLIOS Y NERVIOS	HUESO Y CARTILAGO	PANCREAS
	DENTINA Y DIENTES	EPITELIO DE LA VESICULA BILIAR
	SANGRE Y VASOS SANGUINEOS	
	MESENTERIO	TIROIDES, PARATIROIDES Y TIMO
RECEPTORES NERVIOSOS DE LOS ORGANOS SENSORIALES	RIÑONES	VEJIGA URINARIA
	ORGANOS REPRODUCTORES	EPITELIO DE LA URETRA
CRISTALINO Y CORNEA DEL OJO		
EPITELIO DE LA NARIZ, BOCA Y ANO		
ESMALTE DENTAL		

La bola celular hueca originada por los clivajes se llama **blástula.** La cavidad dentro de la blástula se llama **blastocele,** y las células de la blástula se llaman **blastómeros.** Es interesante notar que aunque la blástula está compuesta de muchos blastómeros, generalmente su tamaño no es mayor que el del cigote original del cual se desarrolla. Existe una relación crítica entre el tamaño celular y la cantidad de membranas celulares presentes para el intercambio respiratorio. El huevo no fertilizado tiene una velocidad metabólica relativamente baja; por consiguiente, el intercambio respiratorio es bajo. Sin embargo, una vez que se fertiliza, las cosas cambian. El cigote inmediatamente se divide muchas veces, y estas divisiones producen una proporción de superficie a volumen, de modo

que puede sostener la actividad metabólica, inmensamente aumentada, que acompaña al desarrollo (Fig. 16-5). La formación de la blástula también da al embrión un número adecuado de células (esencialmente iguales excepto por el contenido de yema) que son los primeros bloques para la construcción del nuevo organismo.

Durante el clivaje, la yema se distribuye a las diversas células. Lógicamente el embrión no puede alimentarse por sí mismo, de manera que cada célula debe tener su propia fuente de energía y sus materiales primarios. Los clivajes necesitan una gran cantidad de energía. Esta energía es necesaria para mantener el mecanismo de mitosis y la síntesis de ácidos nucleicos (que debe ocurrir durante la duplicación de cromosomas que ocurre en cada división). La formación de una blástula es seguida por un proceso llamado **gastrulación.** El resultado de la gastrulación es la formación de otra bola celular hueca, la **gástrula.** La gástrula a menudo se parece a la blástula. No obstante, a diferencia de la blástula, la gástrula, en sus primeras etapas, tiene por lo menos dos capas de células en lugar de una sola.

El proceso de gastrulación es bastante diferente de un animal a otro. Una vez más, la yema es un factor determinante de mucha importancia. Si hay poca yema, un lado de la blástula simplemente se invagina (es decir, empuja hacia adentro) y el blastocele se obstruye lentamente. Se forma así una nueva cavidad, el **gastrocele** o **arquenteron** (intestino primitivo). Si hay un poco más de yema, como en la blástula de la rana, la invaginación ocurre un poco más hacia arriba, o sea en el polo **animal** de la blástula. La yema más densa se concentra más en la base o región del polo **vegetal.** Finalmente, en los huevos que tienen bastante yema (aves, reptiles), la invaginación sufre una gran modificación. Ocurre solamente en aquellas células que permanecen en la parte superior de la masa de la yema.

Se puede establecer una analogía entre la influencia de la yema en la gastrulación y la cantidad de arena que contiene una pelota de goma suave. Si la bola está vacía, un lado se puede empujar contra el otro. Esto correspondería a una blástula de *Amphioxus* con poca yema densa.

FIG. 16-5. A medida que el clivaje embriónico continúa, hay poco cambio en el tamaño total. En cambio se obtiene una mayor relación de superficie a volumen —un factor esencial en la respiración de células embrionarias activas.

Si la bola contiene arena hasta la mitad, solamente la porción superior de la bola se puede empujar hacia adentro. Esto es similar al contenido intermedio de yema de la blástula de rana. Si la bola está casi completamente llena de arena solamente se puede mover una pequeña porción de la goma en la parte superior. Esta es una situación similar a la que se encuentra en los huevos de los pájaros que están llenos de yema. Aquí, la invaginación debe ser modificada considerablemente en comparación con la que ocurre en las blástulas que contienen menos yema. Sin embargo,

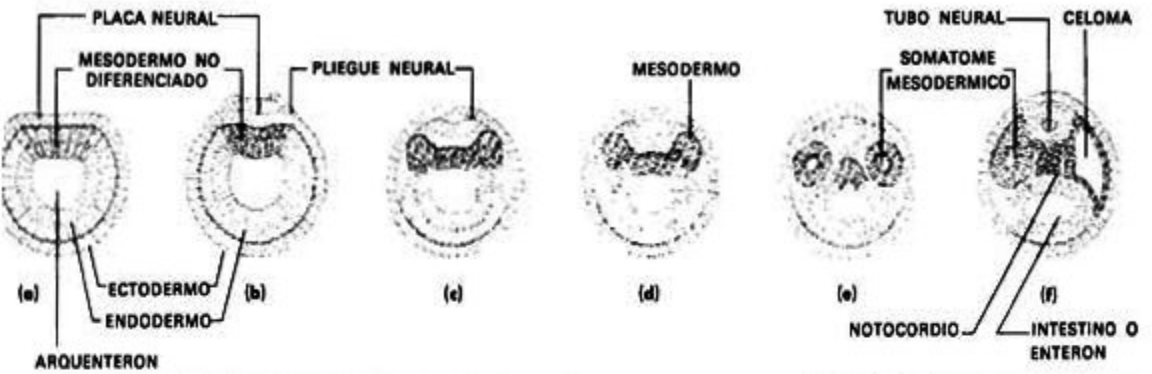


FIG. 16-6. En el *Amphioxus*, un chordate primitivo, el mesodermo se origina del endodermo, como se muestra en la figura. En la rana, el endodermo simplemente se separa en dos capas.

a pesar de las diferencias en la gastrulación, el resultado neto es, a grandes rasgos, el mismo; *se forman tres capas germinales primitivas.*

Volvamos por un momento a la analogía de la pelota de goma vacía. Si usted la aprieta de manera que una pared toque la otra, Ud. elimina la cavidad interna. Esto corresponde a la obstrucción del blastocele. Sin embargo, al hacer esto, los dedos forman otra cavidad, correspondiente al arquenterón. Nótese que esta nueva

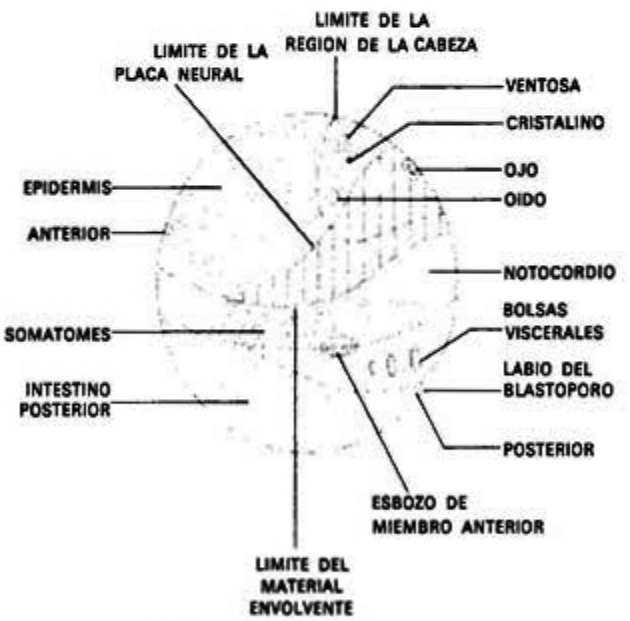


FIG. 16-7. Durante el tiempo en que el embrión está en los últimos estados de blástula o al principio de gástrula, a menudo es posible predecir qué tejidos y órganos se formarán de las diferentes regiones embriónicas. (Siguiendo a Vogt.)

cavidad difiere de la antigua en dos aspectos importantes. Primero, se abre al exterior. Esta abertura corresponde al **blastoporo.** En segundo lugar, la nueva cavidad está rodeada por una *doble* pared y no por una sola capa. En una forma similar en el embrión, el arquenterón está rodeado por una doble capa de células, de las cuales la capa externa es el ectodermo. Con la formación del mesodermo (por segregación de células del endodermo en los anfibios), se establecen las tres capas germinales primitivas. En el *Amphioxus*, el mesodermo se extiende gradualmente

hacia abajo para colocarse entre el endodermo y el ectodermo (Fig. 16-6). El resultado es un embrión con tres capas germinales primitivas.

Con la formación de las capas germinales primitivas, comienza una nueva fase del desarrollo. Las tres capas difieren en su localización y en su propósito. Sin embargo, las células de las cuales están compuestas son todavía muy semejantes en apariencia.

De aquí en adelante, *el desarrollo se convierte más en un proceso de diferenciación y especialización celular* que en simples divisiones y migraciones celulares. Aun en un estado tan primitivo como es el de blástula, es posible señalar ciertas regiones cuyos descendientes celulares formarán parte del hígado. Otra región en el ectodermo de la gástrula dará origen a ciertas células en el encéfalo (Fig. 16-7).

16-8 LA EVOLUCION DEL DESARROLLO

En la evolución de los animales, desde las formas que habitaban el agua hasta las formas que habitan la tierra, fueron necesarios muchos cambios anatómicos y fisiológicos. Los datos proporcionados por los fósiles muestran que se emplearon muchos millones de años de selección natural para realizar el cambio completo de aletas a pies y de agallas a pulmones (Fig. 16-8).

Sin embargo, si los cambios fueron considerables para las formas corporales adultas, fueron aún mayores para el huevo. A menudo se considera que los anfibios representan un «intermedio» en la evolución del agua a la tierra. No obstante, hablando anatómicamente, el sapo es tan terrestre como cualquier reptil. Son sus *huevos* los que mantienen a los anfibios relacionados con el agua, sus *huevos* los que hacen que ellos, como cualquier pez, necesiten del agua para la continuación de su clase. Los huevos de los anfibios necesitan agua desde el primer momento*. La oviposición se realiza en el agua, y en ella se fertilizan y se desarrollan.

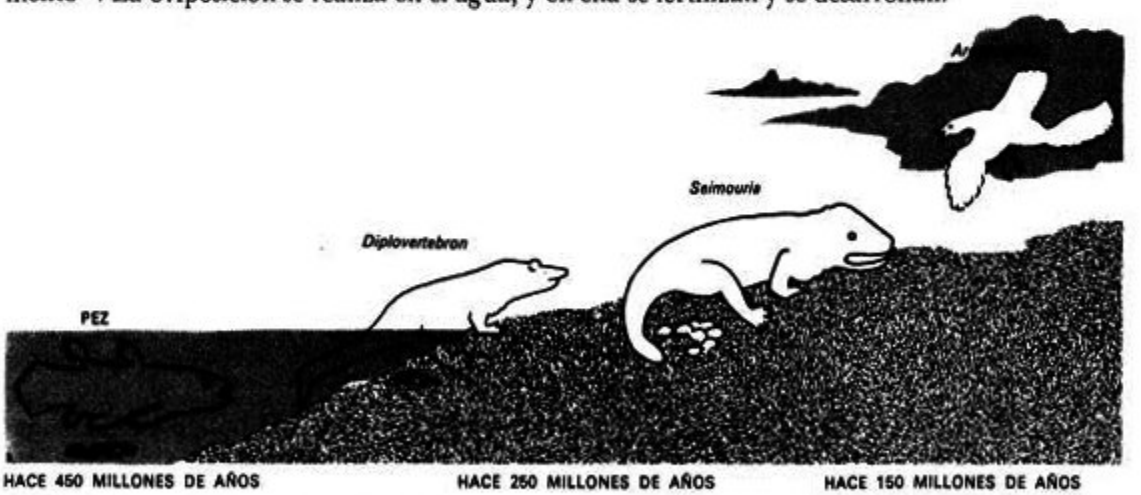


FIG. 16-8. Mientras que los organismos vivientes tuvieron un habitat enteramente acuático, los huevos podían tener un diseño externo relativamente simple. Sin embargo, con la evolución de formas vivientes en la tierra, se necesitaron cambios radicales para que los huevos sobrevivieran y se desarrollaran.

* Hay muchas excepciones notables, como podría predecir la teoría de evolución por selección natural.

Cada uno de los huevos se rodea inmediatamente con una capa gelatinosa protectora formada por la absorción de agua. El agua les proporciona oxígeno y se lleva los desechos metabólicos. El agua les sirve como un amortiguador de las sacudidas repentinas, previniendo que los huevos se dañen. Desde luego, la complejidad de los huevos de anfibios es sólo una complejidad *interna*, puesto que por fuera la presencia del agua les permite el lujo de ser simples.

No sucede lo mismo con los que viven en la tierra. En estos casos, desde los reptiles hasta los mamíferos más primitivos, han tenido que evolucionar medios elaborados para permitir el desarrollo de los embriones en la tierra. Un huevo que no está directamente en el agua debe tener y retener su propio ambiente fluido. Por lo tanto, es indispensable que tenga una cubierta resistente a la evaporación. Un huevo fuera del agua, todavía necesita obtener oxígeno y deshacerse del anhídrido carbónico. Por consiguiente, la cubierta debe ser porosa, para permitir el intercambio de gases con la atmósfera.

Pero esto no es todo, pues se necesitan también **membranas embrionarias** especiales. En las aves y los reptiles, se necesita la **alantoides** para almacenar los desechos nitrogenados y sólidos no difusivos hasta que se puedan expulsar al exterior cuando nazca el embrión. En los pájaros, la alantoides también debilita la cáscara al reabsorber calcio, y por consiguiente permitir que el pájaro joven rompa la cáscara para salir. Otra membrana extraembrionaria, el **amnios,** rodea al embrión con un fluido acuoso para protegerlo del daño producido por choques o adhesiones a la cáscara. Finalmente, el **saco vitelino** es necesario para suministrar gradualmente al embrión en desarrollo el alimento almacenado en la yema.

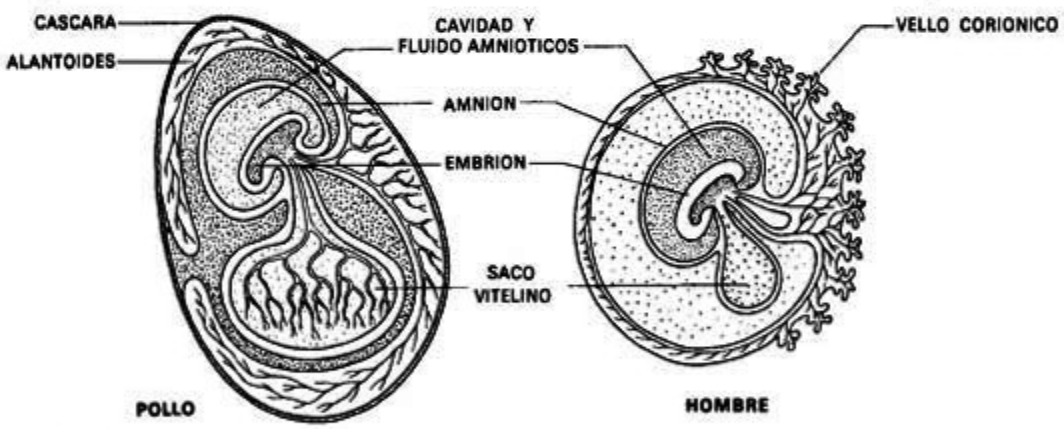


FIG. 16-9. El embrión de gallina y el embrión humano exhiben las mismas membranas embrionarias, pero las usan en una forma diferente. Una de las mayores diferencias está en el saco vitelino, el cual en el pollo suministra alimento y en el hombre es una estructura vestigial cuya función se desconoce.

Con la evolución del desarrollo **intrauterino** (dentro del útero) en los mamíferos, el huevo, hablando en un sentido muy real, vuelve al mar. La corriente sanguínea de la madre es un «mar» de gran versatilidad. Puede llevar oxígeno y materiales de desecho hacia el embrión y desde éste más eficazmente que cualquier océano. Es un océano que el corazón de la madre hace circular constantemente y que lo mantiene a una temperatura tibia y constante, ideal para la química del desarrollo catalizada enzimáticamente. Al desarrollarse en un lugar tan bien pro-

tegido, el embrión de los mamíferos utiliza en una forma diferente las membranas extraembrionarias que heredó de sus antecesores. A diferencia de las aves y los reptiles, los productos nitrogenados de desecho en los mamíferos se excretan en una forma que puede pasar por difusión a la corriente sanguínea de la madre. La alantoides, de este modo, no guarda ya productos de desecho, sino que se asocia íntimamente con otra membrana, el **corion.** El corion rodea al embrión y envía proyecciones en forma de dedos llamados **vellosidades coriónicas** hacia la pared uterina. La fusión del corion con la pared del útero forma la **placenta,** en la cual se ponen en íntimo contacto las corrientes sanguíneas del embrión y de la madre para realizar el intercambio respiratorio y excretorio. Los materiales nutritivos también pasan de la madre al niño a través de la placenta.

La placenta es un órgano extraordinario. Es a la vez un intestino, un par de pulmones, un riñón, un hígado y una glándula endocrina. Muchas sustancias que llegan al embrión desde la madre pasan a través de la placenta por transporte activo. Las células placentarias gastan energía realizando el trabajo de sacar los materiales de la sangre de la madre y empujarlos hacia la sangre del embrión, a menudo en contra de un gradiente de concentración.

La placenta no solamente funciona para beneficio directo del niño. También segrega hormonas que inducen el crecimiento de las glándulas mamarias de la madre para proporcionarles una condición en la cual son capaces de segregar leche.

El saco vitelino no tiene, desde luego, un valor selectivo para el embrión de los mamíferos que se nutren a través de la madre. Como podría esperarse, es solamente en los mamíferos más primitivos en donde este saco tiene cierta función. En las formas más evolucionadas permanece solamente como una pequeña estructura vestigial. El amnios continúa sirviendo como un amortiguador para los choques y provee un ambiente fluido en el cual puede desarrollarse el embrión (Fig. 16-9).

16-9 EMBRIOLOGIA EXPERIMENTAL

Los embriólogos experimentales se hacen preguntas en relación con la naturaleza. Para contestar estas preguntas, ellos pueden exponer los embriones a circunstancias diferentes de aquellas que utilizan en su desarrollo normal. Pueden exponerlos a materiales químicos, cortarlos en pedazos, centrifugarlos, estrujarlos, ponerlos bajo tensión, enroscarlos, romperlos, agitarlos..., no hay límite al tratar de hacer preguntas que provean contestaciones significativas.

Hágase una pregunta engañosamente simple: ¿qué constituye un tejido? Podría parecer que esta pregunta ya ha sido contestada. Las capas germinales primitivas (el ectodermo, mesodermo y endodermo) dan origen a tejidos muy especializados y a órganos del cuerpo. No obstante, todavía queda una pregunta: *¿en qué forma* las capas primitivas dan origen a estas partes? ¿Qué factores, por ejemplo, hacen que los descendientes de ciertas células endodermales formen parte del epitelio intestinal, mientras que otras forman la glándula tiroides? Es, tal vez, fácil de entender por qué, de acuerdo con estas preguntas que aparentemente no se pueden contestar, algunos de los primeros embriólogos fueron vitalistas.

Afortunadamente, las opiniones vitalistas no prevalecieron por mucho tiempo. Muy pronto los hombres empezaron a luchar para obtener contestaciones mejores, respuestas que podrían ser apoyadas por evidencia experimental.

En los embriones de anfibios en desarrollo, el tubo neural es un tejido cilíndrico hueco cuyo desarrollo conduce finalmente a la formación del encéfalo y de la médula espinal. El tubo neural se forma del ectodermo que cubre la superficie del embrión en sus primeras etapas. El ectodermo se enrolla formando un tubo y se hunde en el área mesodermal que está por debajo (Fig. 16-10). Para entender el siguiente experimento, estúdiese esta figura cuidadosamente.

Puesto que el tubo neural se origina del ectodermo, podríase preguntar si el tubo neural se forma también de una porción de ectodermo aislado obtenido de un embrión mucho antes de que se inicie la formación de dicho tubo. Para averiguar esto, se podrían obtener las regiones ectodermales destinadas a formar el tubo neural en algunos embriones de rana y cultivarlos en un medio separado.

Este experimento intenta contestar una pregunta importante. Trata de determinar si el desarrollo del tubo neural es causado por factores intrínsecos que residen dentro de la misma región ectodermal, o por factores extrínsecos dependientes de la localización de las regiones ectodermales dentro del embrión. Los resultados del experimento parece que proveen una respuesta definitiva. En ningún caso se forman tubos neurales a partir de pedazos aislados de ectodermo. Los embriones de los cuales se separaron quirúrgicamente los pedazos ectodermales, tampoco desarrollan un tubo neural, presumiblemente porque ellos ya no tienen las células que normalmente dan origen a esta estructura.

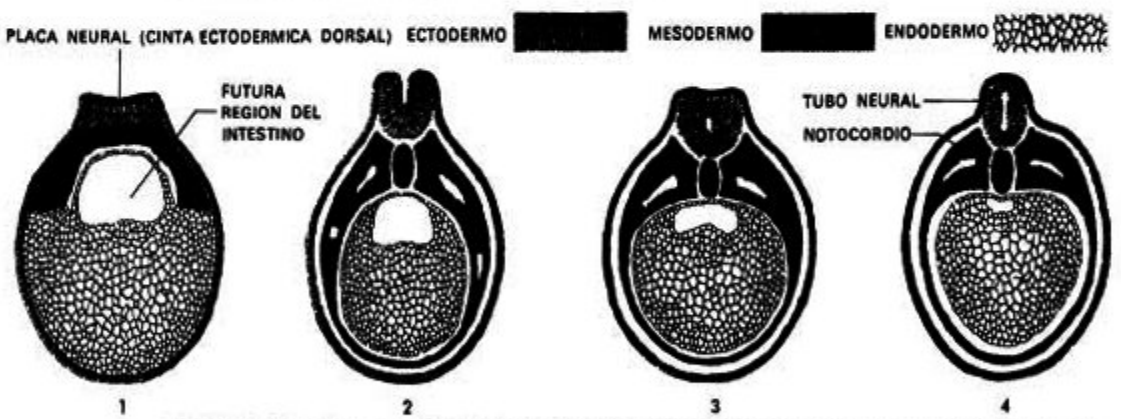


FIG. 16-10. Vista de una sección transversal que indica la formación del tubo neural en el embrión de rana. Nótese que la placa neural se hunde y se enrolla formando un tubo. Más tarde, se formarán cartílago y hueso alrededor del notocordio y el tubo neural para formar la columna vertebral.

Desde luego, parece evidente que los factores extrínsecos del medio que rodea la masa corporal del embrión son responsables de la formación de un tubo neural en las regiones ectodérmicas. La siguiente pregunta que se plantea es: ¿de qué región del embrión se originan estos factores extrínsecos? Una selección lógica es el mesodermo, puesto que el ectodermo que forma el tubo neural está colocado sobre él. Se puede llevar a cabo un experimento para verificar una hipótesis que proponga que el mesodermo es la fuente de estos factores extrínsecos:

Hipótesis: *Si...* el mesodermo produce los factores extrínsecos que inducen que el ectodermo que lo recubre forme el tubo neural,...

Predicción: *entonces...* cuando las células mesodermales se recubren con una capa de ectodermo aislado de un embrión en el estado en que estaba en el experimento anterior, se inducirá la formación de tejido neural a partir del ectodermo.

Este experimento fue realizado por el embriólogo J. Holtfreter. El resultado fue el que se predijo; la capa de ectodermo que envolvía al mesodermo se diferenció en tejido neural.

El investigador alemán Hans Spemann (1869-1941) fue realmente un gran embriólogo experimental. Trabajando con embriones de anfibios (salamandra y rana), Spemann se dedicó a contestar algunas preguntas planteadas por la diferenciación de las capas germinales primitivas.

Spemann dio el nombre de **inducción embrionaria** a la acción que el mesodermo tenía sobre el ectodermo. El formuló la hipótesis de que el mesodermo inducía al ectodermo a diferenciarse en tubo neural. El llamó a este tejido inductivo un «organizador», puesto que parecía capaz de organizar otros tejidos en regiones definidas del embrión. Por ejemplo, Spemann sabía que el cristalino del ojo de la rana, *Rana fusca*, se formaba por un proceso de inducción. Como en el caso del tubo neural, el cristalino del ojo se formaba del ectodermo, esta vez, del ectodermo de la región del ojo del embrión. No obstante, Spemann observó además que en este caso no solamente se trataba de un proceso de inducción. En la formación del ojo, el mesodermo de la cabeza inducía la formación de la masa encefálica, y la región media de esta masa inducía la formación del nervio óptico y de la vesícula óptica; la vesícula óptica, a su vez, inducía la formación del cristalino del ojo a partir del ectodermo. Volviendo atrás, Spemann pudo ver que el embrión era construído por tejidos inductivos u organizadores progresivamente menos específicos. Por lo tanto, el organizador que induce la formación del ojo a partir del ectodermo es un organizador específico, con un campo limitado de responsabilidades. El organizador que induce la formación del encéfalo tiene un campo de responsabilidades más amplio, incluyendo en su cadena de comando el cristalino

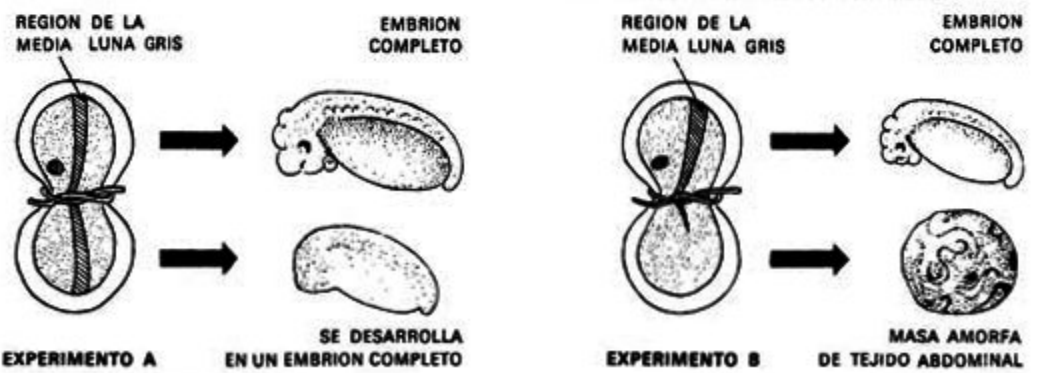


FIG. 16-11. Los resultados de estos experimentos convencieron a Spemann de que el organizador primario se debería encontrar cerca de la región de la media luna gris. A pesar de que en el experimento A solamente la mitad que contenía el núcleo se desarrolló al principio, finalmente se formaron dos embriones completos. (Adaptado de *Biology*, por John W. Kimball, Addison-Wesley.)

del ojo, lo mismo que muchas otras partes de la cabeza. En algún lugar en esta cadena de inducción, debería haber un tejido responsable de la organización del organismo completo.

En los huevos recién fertilizados de ranas y salamandras, aparece una región llamada la **media luna gris.** Spemann había experimentado antes con la media luna gris. El sabía que si se amarraba un huevo fertilizado de salamandra de tal manera que una parte de la media luna gris quedara en cada mitad, se formaban dos embriones normales. Si, por otra parte, amarraba el huevo de tal manera que sola una mitad del huevo tuviera la media luna gris, solamente esta mitad se desarrollaba normalmente. La otra mitad producía una bola no organizada de tejido abdominal (Fig. 16-11).

Teniendo en cuenta estos resultados experimentales, Spemann dedicó su atención a las células asociadas con la media luna gris. Estas células estaban localizadas en el labio dorsal del blastoporo, el cual se forma inmediatamente por debajo del área de la media luna gris. El consideró que estas células podrían ser posiblemente los organizadores primarios que él estaba buscando.

Y en realidad lo eran. Spemann tomó células del labio del blastoporo de un embrión de salamandra y las trasplantó en un supuesto tejido abdominal de otra. Las células huéspedes habrían formado, bajo condiciones normales, las áreas ventrales de la salamandra. Sin embargo, cuando se puso entre ellas el tejido del labio dorsal del blastoporo, cambió su destino. El resultado no fue sólo la formación de un encéfalo o un cristalino del ojo. En lugar de esto se formó un *embrión completo y nuevo*, unido al otro como un gemelo siamés (Fig. 16-12).

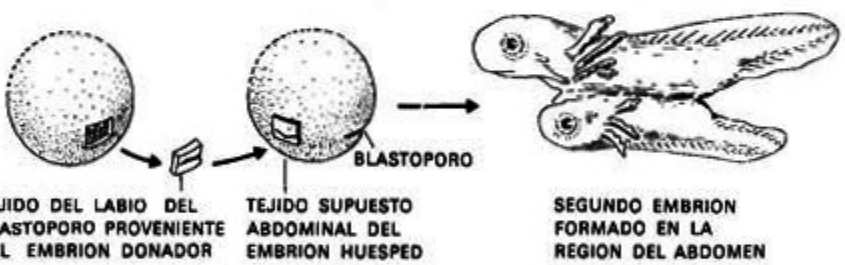


FIG. 16-12. Este experimento, por el cual Spemann recibió el premio Nobel, muestra que el labio dorsal del blastoporo tiene capacidades de organizador primario.

No se puede dejar de hacer énfasis en la importancia de este experimento. Este experimento, y el siguiente trabajo de Spemann, lo llevaron a recibir el premio Nobel en 1935. Spemann publicó los resultados de sus experimentos en 1924, siendo su coautor el estudiante graduado Hilde Mangold. En esta publicación, él hizo realidad el concepto de epigénesis y apoyó su hipótesis de organizadores inductivos. *De aquí en adelante, los embriólogos comenzaron a imaginarse el desarrollo de un embrión como una serie de procesos inductivos, con cada miembro de una serie, siendo esencial para el desarrollo de los miembros que lo seguían.* De aquí, por ejemplo, que el cristalino del ojo no se formaba si se separaba la vesícula óptica; la vesícula óptica no se formaba si se eliminaba el encéfalo medio; el encéfalo medio no se formaba si se eliminaba el mesodermo de la cabeza; y finalmente *nada se formaba si se separaba el labio dorsal del blastoporo que es el organizador primario.*

Habiendo encontrado el organizador primario, Spemann se perdió tratando de explicar su naturaleza. Sus experimentos no habían revelado la manera precisa mediante la cual se llevaba a cabo la inducción. Obviamente, se necesitaba mucha más investigación.

En el desarrollo del tubo neural, el mesodermo actúa como un organizador. El mesodermo provee los factores extrínsecos que inducen a la región del ectodermo para que construya las porciones del embrión (tubo neural) de las cuales es responsable. ¿Cuál es la naturaleza de estos factores extrínsecos? *¿Cómo* envía el mesodermeo sus instrucciones al ectodermo, induciendo la diferenciación en tejido neural? No se trataría de una transmisión nerviosa, puesto que las fibras nerviosas no estaban formadas todavía. ¿Sería algún tipo de transmisión química? ¿Podría una sustancia difundirse del mesodermo al ectodermo, induciéndolo a diferenciarse en tejido nervioso? Esta hipótesis necesitaba someterse a prueba.

Si se separa el tejido organizador que queda por debajo del tejido que va a recibir su poder de inducción con un pedazo delgado de material impermeable, no se produce diferenciación. Nótese, sin embargo, que a pesar de que este experimento puede apoyar la hipótesis de que un material químico está envuelto en la inducción, los resultados no son del todo definitivos. Podría ser que fuera el contacto físico entre las células, y no alguna sustancia química, el factor necesario para que ocurriera la diferenciación.

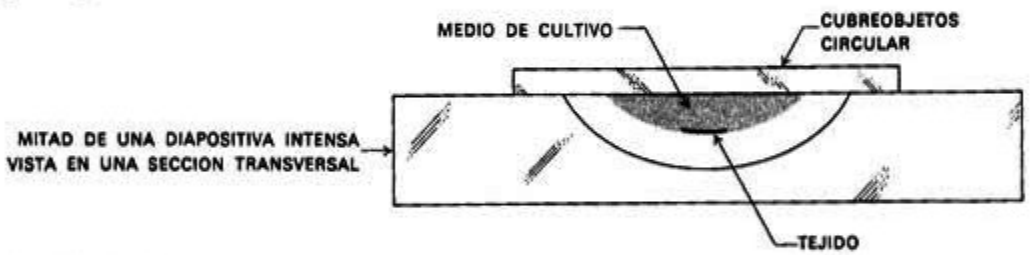


FIG. 16-13. La técnica de la gota colgante, desarrollada por el embriólogo norteamericano Ross G. Harrison.

Si entre el tejido inductor y el tejido que normalmente será inducido se coloca una membrana sintética con poros tan pequeños, que solamente puedan pasar a través de ellos las moléculas individuales, la diferenciación *se realiza*. Esto apoya la hipótesis de que una sustancia proveniente del organizador se difunde hacia el tejido inducido. Aun así, este experimento no desecha completamente la posibilidad de que el contacto físico juegue algún papel.

Dos embriólogos, V. C. Twitty y M. C. Niu, abordaron el problema en una forma diferente. Utilizaron la técnica de cultivo de tejidos por la gota colgante, diseñada por el embriólogo norteamericano Ross G. Harrison. La técnica de la gota colgante ha sido muy valiosa en embriología experimental (Fig. 16-13). Twitty y Niu colocaron el mesodermo organizador en la mitad de sus cultivos de gota colgante. Los otros cultivos que servían de controles, no recibieron mesodermo. Después de algunas horas, se separó el mesodermo de los cultivos experimentales y se colocó el ectodermo en ambos cultivos, tanto en el experimental como en el control. En los cultivos experimentales que habían tenido mesodermo, el ectodermo se diferenció en tejido neural. En los cultivos controles, no hubo diferenciación.

Parecía obvio que el mesodermo había liberado alguna sustancia en el medio de cultivo capaz de inducir la diferenciación del ectodermo. El siguiente paso lógico fue el análisis químico de los medios de cultivo que contenían mesodermo. El análisis mostró pequeñas cantidades de ácido nucleico.

El descubrimiento del ácido nucleico hizo posible el lanzamiento de una hipótesis muy tentadora. Estos ácidos nucleicos podrían ser DNA, un transportador del código genético para construir proteínas estructurales. O podría ser RNA, transmisor del código genético desde el DNA hasta los sitios de construcción de proteínas dentro de las células. Debido a su amplitud de movimiento, el RNA fue el preferido entre los dos.

Nuestra hipótesis, entonces, podría ser algo así: el mesodermo organizador envía moléculas de RNA al ectodermo que lo recubre, induciéndolo a diferenciarse en tejido neural. Puesto que el RNA lleva un mensaje hereditario codificado sobre el DNA, se asegura que el ectodermo se diferenciará en un tubo neural típico de su propia especie y no de otra. Esta es una hipótesis bastante buena para trabajar, puesto que explica tanto la naturaleza del organizador como por qué los organismos se forman de acuerdo con sus patrones hereditarios.

A menudo, una búsqueda a través de la literatura de investigación en un campo de la ciencia revelará que un experimento determinado provee una verificación de una hipótesis para la cual no se diseñó originalmente. En relación a nuestra hipótesis del RNA como organizador, tal experimento se llevó a cabo por el embriólogo O. E. Schotté. Schotté trasplantó a la región de la boca de un viejo embrión de salamandra una región celular que debería formar tejido del flanco de la rana (Fig. 16-14). Este experimento se hizo para contestar una pregunta importante: ¿Podría un pedazo de tejido de rana destinado a ser el tejido del flanco, diferenciarse en éste a pesar de estar en una región en que se necesitaba una boca? En otras palabras: ¿son ciertos factores hereditarios dentro del tejido de la rana los que determinan su futuro, o lo hace el medio (el tejido de salamandra) que lo rodea?

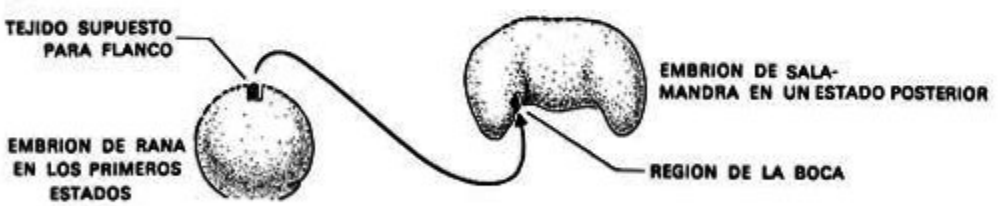


FIG. 16-14. El experimento de Oscar E. Schotté. Los resultados indican que mientras que el organizador determina en general qué órganos se deben formar, los genes del tejido que se diferencia controlan los detalles de estos órganos.

Los resultados experimentales mostraron que el tejido supuesto de la piel del flanco de la rana formó una boca. Este resultado encajaba bien con nuestra hipótesis del RNA organizador. Si el RNA del mesodermo de salamandra que queda por debajo del trasplante transmite el código genético de su DNA, podríamos esperar que instruyera al tejido de la rana para formar una boca. Las células trasplantadas parecían «escuhar» lo que las sustancias organizadoras del tejido

de la salamandra le decían que tenía que hacer, en lugar de seguir el patrón de su propio futuro normal.

Sin embargo, el examen detenido del *tipo* de boca formado mostró que era diferente, era el de una larva de rana, ¡y *no* el de una salamandra! Nuestra hipótesis de RNA, por lo tanto, debía ser modificada considerablemente. Es obvio que las instrucciones de los genes presentes dentro del tejido de la rana se usan en la construcción de la boca, en lugar de la de los genes presentes en el tejido inductor de salamandra. El RNA podría ser todavía un organizador, pero en una forma general y no específica.

Desde luego que el organizador parecía dar solamente una instrucción general sobre el tipo de estructura que debía formarse. Los genes del tejido, al ser inducidos, determinaban qué estilo de estructura debería construirse. El organizador podría imaginarse como un jefe que da órdenes generales. El tejido inducido contiene empleados que son responsables de los detalles para llevar a cabo las órdenes del jefe. El tipo de trabajo que se hace depende de las tendencias y del entrenamiento particular de estos empleados.

Cualquier embriólogo que estuviese inclinado ahora hacia la hipótesis vitalística y a atribuir algún misterio o poder milagroso al organizador primario recibiría un rudo golpe. Se descubrió rápidamente que la habilidad para inducir la diferenciación, lejos de ser única, estaba ampliamente extendida. Aun los materiales químicos extraños a la materia viviente, como el colorante sintético azul de metileno, podían inducir la formación de tejido neural. Más aún, los tejidos organizadores que habían estado sujetos a una variedad de tratamientos químicos y físicos (tales como maceramiento, congelación, calor o muerte en alcohol) todavía podían inducir hasta cierto punto la diferenciación. A la luz de estos experimentos y del llevado a cabo por Schotté, parecía obvio que la acción de los agentes organizadores, cualquiera que fuera su naturaleza, era trivial en comparación con la información preexistente y guardada dentro de las células que respondían.

16-10 REGENERACION

Muchos embriólogos nunca trabajan con embriones. Ellos dedican todo su tiempo de investigación a estudiar la **regeneración,** esto es, el reemplazo de partes perdidas por un organismo viviente.

Hay muchas razones para esto. Un embrión en desarrollo permite el estudio de la **morfogénesis** (el desarrollo de la forma). También lo hace un órgano que se regenera. Un embrión en desarrollo muestra división celular, migración, diferenciación y especialización. También lo hace un órgano que se regenera. Más aún: un órgano que se regenera, como un brazo o una pierna, tiene ventajas definitivas sobre un embrión para estudiar el desarrollo. En algunos embriones, la separación de la madre es imposible. Muchos embriones son delicados y difíciles de cultivar en el laboratorio. Precisamente puesto que los embriones de erizos de mar, estrella de mar, rana, salamandra y aves, tienen menos desventajas, son para los embriólogos lo que la *Drosophila melanogaster* y la *Neurospora crassa* son para los genetistas. Sin embargo, cada uno de estos tipos de embriones presenta sus propios problemas particulares.

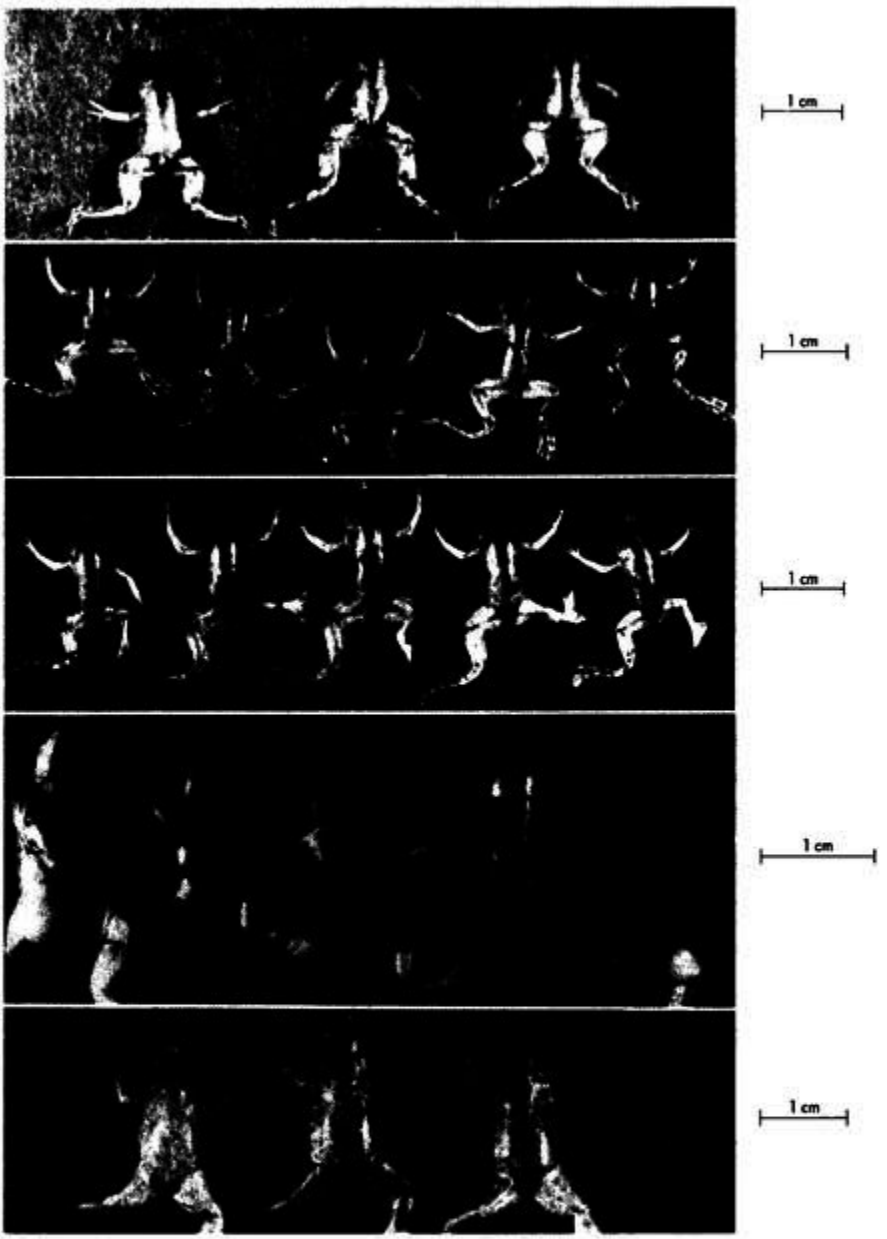


FIG. 16-15. Cada uno de estos sapos Sudafricanos con garra *(Xenopus laevis)* tiene amputado un miembro posterior. Comenzando en las líneas superiores y yendo hacia las inferiores, la amputación se hizo en estados de desarrollo progresivamente posteriores. Nótese que mientras más avanzado es el estado en que se hizo la amputación, el grado de regeneración disminuye progresivamente. (Foto cortesía del Dr. James N. Dent, The University of Virginia.)

Por otra parte, los animales que son capaces de regenerarse son a menudo bastante fuertes. Su supervivencia en los laboratorios es buena. Más aún, un solo miembro que se regenere es comparable a un embrión en desarrollo, *de tal manera que el animal en el cual el miembro se regenera es comparable a un medio de cultivo complejo,* salvo que no se puede esperar que ningún material experimental pueda proveer un medio tan ideal de proveer los materiales nutritivos apropiados y de eliminar desechos.

Podemos revisar brevemente lo que se conoce sobre la regeneración.

Si una esponja se corta en mil partes, resultan mil nuevas esponjas. Si una estrella de mar se corta en mitades da origen a dos estrellas de mar. Cuando se le quita una tenaza a una langosta se forma una nueva tenaza. Podríamos preguntar, por lo tanto, si hay algún límite al poder que tienen los organismos vivientes para reparar sus daños.

La respuesta es bastante simple. En el hombre, las limitaciones son obvias. Algo mayor que una cortadura casi siempre se repara imperfectamente, dejando visible cicatriz. Cuando se pierde un brazo o una pierna es para siempre. Podría ser que, en general, *cuanto más bajo sea un animal en la escala de complejidad, mayores poderes de regeneración tendrá.* En otras palabras, la relación es *inversa.* Por consiguiente, los animales como la planaria o la *hydra* tienen generalmente más capacidades de regeneración que los vertebrados.

Como siempre, hay excepciones. El único vertebrado que puede regenerar miembros durante su período de vida es la salamandra. Por lo tanto, este animal es muy utilizado en investigaciones de regeneración.

Si la salamandra puede regenerar miembros, ¿por qué no lo pueden hacer sus parientes cercanos, los anuros (sapos y ranas)? En los últimos, los poderes regenerativos de los miembros generalmente se pierden en la metamorfosis (con algunas variaciones entre una y otra especie). El único anura que se encuentra fácilmente y que puede regenerar miembros reconocibles después de la amputación es el sapo Sudafricano con garras, *Xenopus laevis.* Por esta razón, un gran número de embriólogos, trabajan con este organismo.

La regeneración en el *Xenopus laevis* se puede examinar primero desde un punto de vista morfológico. En otras palabras, la *forma* de los miembros regenerados se puede comparar con la de un miembro normal. De esta manera, se puede estimar el éxito de un proceso regenerativo.

Varias larvas de *Xenopus laevis* se someten a amputación de los miembros en varias etapas en su desarrollo. En los animales más jóvenes, las porciones amputadas son simples rudimentos de miembros, que no muestran todavía evidencia externa de diferenciación y especialización. En larvas más crecidas, los miembros amputados están en un estado tan avanzado que tienen los dedos completos, con membranas interdigitales entre ellos. Las amputaciones también se llevan a cabo en etapas intermedias del desarrollo en las cuales los miembros muestran una diferenciación también intermedia. Las fotografías en la Fig. 16-15 muestran los resultados. Ellas apoyan la siguiente generalización: *la capacidad de regeneración de los miembros posteriores de Xenopus laevis disminuye a medida que aumenta la edad del animal.* En otras palabras: la relación es inversa.

¿Por qué es así? ¿Por qué un animal joven está más capacitado para regenerar

los miembros perdidos que uno viejo? Para hallar las respuestas a estas preguntas se puede estudiar los tejidos y las células de miembros en regeneración, usando las técnicas mostradas en la Fig. 16-16. Estudiando varias diapositivas de muñones amputados y regenerados de larvas de *Xenopus laevis*, se puede ver que hay un orden de sucesos en la regeneración. Unas pocas horas después de la amputación, las células epidermales migrantes forman una capa protectora sobre la herida. Las células dañadas o muertas se destruyen y se suprimen. Finalmente, y es lo más importante, aparece un pequeño grupo de células regenerativas no especializadas. Estas células son el comienzo de una masa de células no especializadas, en forma de cono, que toman el nombre de **blastema.** *La aparición de un blastema es típica y universal en la regeneración de miembros. De estas células de blastema se originará el nuevo miembro.*

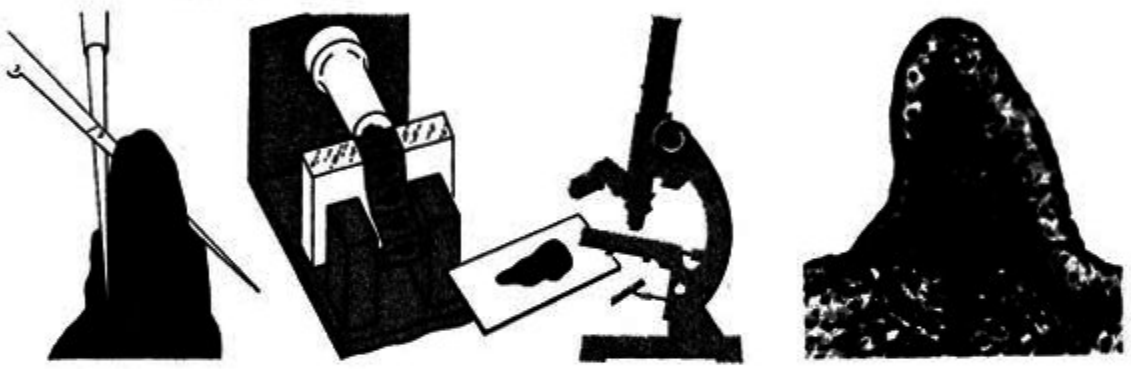


FIG. 16-16. Los estudios histológicos de miembros en regeneración se preparan como se muestra en la figura. Después de ser seccionado en un micrótomo, el espécimen se tiñe y se examina en un microscopio. Nótese la naturaleza no especializada de las células en el muñón. (Foto cortesía del Dr. James N. Dent, The University of Virginia.)

En base a esto, los estudios histológicos (de tejidos) y citológicos (celulares) de los muñones de miembros dieron una pista para explicar por qué los animales jóvenes tenían una mayor capacidad de regeneración que los viejos. Primero: A medida que los animales envejecen, el número de células regenerativas que contribuyen a la formación del blastema es menor (en comparación con la masa del muñón). Como consecuencia, el blastema es más pequeño, y hay menos células para formar el nuevo miembro. Segundo: Las células regenerativas mismas son menos «embriónicas» en apariencia; en otras palabras, *están menos indiferenciadas.* Las investigaciones parecen indicar que *la capacidad regenerativa natural que tiene un animal, disminuye a medida que aumenta el grado de diferenciación de sus tejidos.* De esto se podría inferir que una célula altamente especializada, como una neurona, debe tener, como sucede realmente, poco poder de regeneración. Por otra parte, las células de mesénquima no especializadas, como las que se encuentran en las esponjas, tienen una gran capacidad regenerativa. La razón es que una célula especializada debe primero «dediferenciarse», esto es, volver a un estado no especializado, para volver a ganar poder regenerativo. Al examinar las células de los muñones de las larvas de *Xenopus laevis*, cuyos miembros se han amputado, se observa tal diferen-

ciación. Por ejemplo, las células musculares en el muñón pierden sus estriaciones, y parece que tienen características menos especializadas.

De este tipo de estudios se pueden hacer tres generalizaciones tentativas. La primera sería que, *en general*, cuanto más bajo sea un animal en la escala evolucionaria de complejidad, mayores serán sus poderes de regeneración; segunda, hay una correlación inversa entre la edad a la que se ha hecho la amputación en la larva de *Xenopus laevis* y la cantidad de regeneración que ocurre. Tercero: Notando que en una larva joven hay más células no diferenciadas que contribuyen a la formación de blastema y que en una vieja hay menos, podemos sospechar que cuanto más diferenciada sea una célula, menos potencialidad de diferenciación y regeneración tendrá. Esta tercera generalización está relacionada con la primera. El grado de especialización de una célula o tejido es a menudo una característica distintiva entre las formas superiores e inferiores. Compárese, por ejemplo, la organización relativamente simple de una *Hydra* con la organización correspondientemente compleja de un mamífero.

Sin embargo, el hecho de que ciertos animales (como las ranas) no regeneran miembros perdidos, ¿significaría que sus células han perdido completamente la capacidad de hacerlo? ¿O podría ser que esta observación indicara simplemente que la amputación de la pierna de una rana, sin ser seguida por ningún otro proceso experimental, no presentara una situación favorable para inducir las potencialidades regenerativas de sus células? Se ha notado ya que las salamandras regenerarán un nuevo miembro completo después de la amputación, mientras que sus parientes más cercanos, las ranas, no lo hacen. Uno se siente naturalmente inclinado a tratar de hallar las diferencias existentes que pudieran explicar las diferencias en poder regenerativo entre estos dos animales tan íntimamente relacionados. Una de estas diferencias es puramente morfológica: —el miembro de la rana es bastante grande; el de la salamandra es pequeño. Se ha visto anteriormente que aun la salamandra no regenera un miembro si se separan los nervios que lo inervan. La demostración de la importancia del tejido nervioso en regeneración permitió que el Dr. Marcus Singer formulara una hipótesis diciendo que la baja proporción entre el tejido nervioso y otros tejidos en el miembro de la rana, y la proporción relativamente alta en el miembro delgado de la salamandra, podría explicar la diferencia en la habilidad regenerativa de los dos animales. Su razonamiento fue el siguiente:

Hipótesis: *Si*... las diferencias entre las capacidades regenerativas de las ranas y las salamandras son atribuibles a las diferentes proporciones de masa entre los tejidos del tipo neural y otros tipos de tejidos en sus miembros,...

Predicción: *entonces*,... el aumento experimental de la cantidad de tejido nervioso que va al miembro de una rana podría ser suficiente para inducir la regeneración después de la amputación.

En 1954, el Dr. Singer, utilizando una rana, desvió hacia el brazo el nervio ilíaco que inerva la pierna. Después, amputó el apéndice doblemente inervado. Hubo regeneración. Más tarde, otros investigadores mostraron que la misma regeneración podría ocurrir si se implantaban en el muñón las glándulas suprarrenales.

Por consiguiente, el tejido nervioso no era el único factor que podía inducir la regeneración. Se creería entonces que la regeneración es el resultado de una interacción compleja entre factores orgánicos (como el efecto del tejido nervioso y del sistema endocrino) en lugar de ser solamente una condición genética ya determinada dentro del material celular de los miembros en regeneración.

Debe notarse, sin embargo, que los miembros regenerados de ranas, resultantes de los experimentos de Singer y otros, fueron imperfectos. Podría preguntarse por qué estos miembros fueron imperfectos. ¿Se deben estas imperfecciones a factores experimentales, o se debieron a factores genéticos que residían dentro de los núcleos de las células de los muñones regenerados?

Para responder esta pregunta, el problema de morfogénesis y sus problemas asociados, diferenciación celular y especialización se pueden abordar desde un punto de vista diferente. Una situación interesante (paralela a la regeneración de los miembros de la rana bajo condiciones experimentales apropiadas) se encuentran en la historia de los trabajos sobre organización de células y masas de tejidos disociados. A principios del siglo XX, el Dr. H. V. Wilson, de la Universidad de Carolina del Norte, exprimió esponjas vivientes a través de una gasa fina obteniendo una suspensión densa de células. Estas células se organizaron en grupos, cada uno de los cuales desarrolló finalmente una esponja completa.

La esponja, sin embargo, es un animal muy primitivo. Desde que esta reorganización de células separadas no había sido demostrada en tejidos de organismos superiores, se asumió que ésta era imposible en formas superiores de vida animal. Una vez más, como en el caso de la regeneración de los miembros, se asumió que los organismos superiores tenían una incapacidad inherente para reorganizarse y regenerarse.

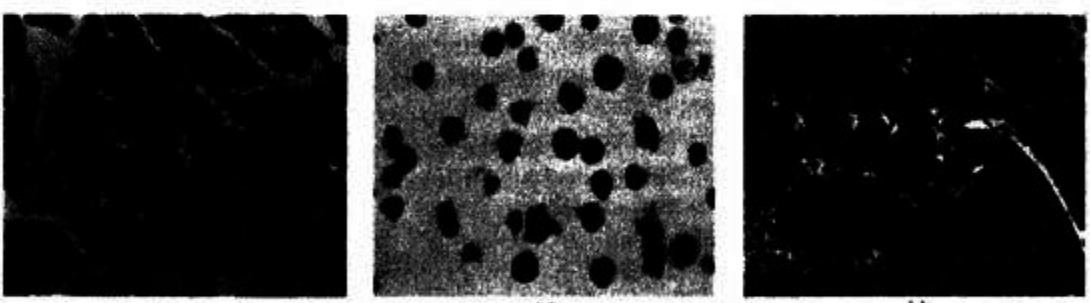


FIG. 16-17. El tejido del riñón en el embrión de pollo consta de varios tipos de células organizadas en túbulos (a). El tratamiento con enzimas separa los tejidos en células vivientes individuales (b). Bajo condiciones apropiadas, las células se agrupan en masas y se organizan en estructuras típicas del riñón (c). Se pensó una vez que tal poder de reorganización estaba limitado a formas de vida muy simples. (Fotos cortesía del Dr. A. A. Moscona, University of Chicago.)

Desde 1940 esta idea se disipó completamente. Por ejemplo, el Dr. A. A. Moscona, de la Universidad de Chicago, había mezclado suspensiones de las células que formaban túbulos del riñón de un embrión de pollo con células que formaban cartílago en un embrión de ratón. Cuando se hacía esta mezcla, las células de pollo se juntaban para formar túbulos de riñón y las células de ratón se agrupaban para formar cartílago (Fig. 16-17).

Los resultados de este experimento plantean una pregunta interesante. ¿Se agruparon las células de pollo con las células de pollo y las células de ratón con las células de ratón porque provenían de la misma especie? ¿O era porque tenían cargos formativos similares? Se puede llevar a cabo un experimento crucial para verificar ambas hipótesis sugeridas:

Hipótesis: *Si...* los factores intrínsecos o inherentes (esto es, tipos de especies) determinan el futuro de reorganización de células disociadas,...

Predicción: *entonces...* una mezcla de células cartilaginosas embriónicas de pollo y de ratón se segregarán y se unirán con las de su propia especie.

Por otra parte:

Hipótesis: *Si...* los factores extrínsecos o de ambiente (esto es, alguna comunicación entre células de diferentes especies con relación a su papel de formar cartílago) determinan la reorganización futura de las células disociadas,...

Predicción: *entonces...* una mezcla de células cartilaginosas embriónicas de pollo y ratón se agruparán todas para formar un mosaico de cartílago de pollo y ratón.

El Dr. Moscona ha llevado a cabo este experimento. Su resultado refuta la primera hipótesis y apoya la segunda; se forma un mosaico de cartílago de pollo y ratón. Las células en cuestión parecen estar gobernadas más por el papel que ellas juegan en su ambiente (esto es, cooperando con las células vecinas para formar cartílago) que por los factores inherentes (esto es, el hecho de que pertenecen a especies diferentes) que podrían causar la segregación.

Una vez más, nótese el íntimo paralelismo entre esta situación y la regeneración de los miembros de la rana. De una suposición que los factores inherentes dentro de las células son de primera importancia, se hace ahora evidente que los factores externos también juegan un papel definitivo en cuanto a la influencia sobre las células que se regeneran o reorganizan. Así como las células de los miembros en regeneración son sensibles a los cambios nerviosos u hormonales en su ambiente, las células embrionarias disociadas también son sensibles a la capacidad formativa de las células que las rodean, y se agrupan de acuerdo con estas bases. Estamos tratando aquí con una situación de herencia contra ambiente a un nivel suborganísmico.

El problema del desarrollo embriológico se puede enfocar desde otra dirección. Se puede trasplantar la región celular que normalmente forma parte del ojo en un embrión de anfibio en las primeras etapas del desarrollo a una región embriónica destinada a ser la piel de la cola de la larva. Este experimento trata de contestar una pregunta similar a la que hizo Schotté cuando trasplantó tejido supuesto del flanco de la rana a la región de la boca de un embrión de salamandra (ver la Fig. 16-14). ¿Formaría el tejido trasplantado lo que normalmente forma (esto es, partes del ojo)? ¿O se reajusta a su nuevo medio celular y forma piel de la cola? En otras palabras, ¿qué camino de diferenciación seguirían las células del trasplante? ¿Los resultados? Las células forman piel de la cola. Un punto a favor del ambiente.

El experimento se repitió. Pero esta vez se colocó un trasplante de la región del ojo de un embrión de anfibio *más viejo* en tejido supuesto de cola de otro embrión. ¿El resultado? Partes del ojo claramente diferenciables, aunque ciegas, surgiendo de la cola del renacuajo huésped. Un punto a favor de la herencia.

¿Qué ha pasado? Obviamente las células trasplantadas en el segundo experimento «perdieron» su capacidad para ajustarse a una situación nueva en el ambiente. O, tal vez, «adquirieron» el poder para vencer la influencia del ambiente que las rodea. En este caso, están ahora «obligadas» a formar partes del ojo.

Los resultados de este último experimento fuerzan de nuevo el regreso a las células de diferenciación para encontrar una respuesta. Aceptando que, bajo ciertas condiciones experimentales, las células embrionarias no están determinadas desde un punto de vista hereditario como se pensó una vez, no se puede negar, que en el desarrollo normal, sí lo están. Por lo tanto, aunque el ambiente puede afectar su expresión, hay factores que residen dentro de las células de diferenciación que determinan su papel dentro de la construcción de un tejido especializado en un embrión o en un miembro en regeneración.

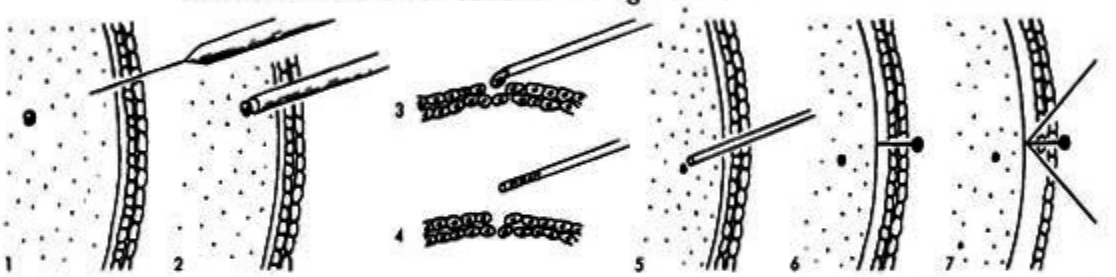


FIG. 16-18. La técnica de las operaciones de Briggs y King. (1) El huevo se pincha haciendo que el núcleo se mueva hacia la superficie. (2) El núcleo se extrae con una micropipeta. (3-4) Una célula ectodérmica de una blástula se absorbe en la micropipeta, cuyo diámetro es tan pequeño que la membrana celular se rompe. (5) El núcleo de la célula del cual se ha separado la mayor parte del citoplasma, se inyecta en un huevo sin núcleo. (6-7) Cortando la profusión se impide que el citoplasma del huevo se escape.

¿Podría el núcleo ser responsable del control de la diferenciación? Si es así, el núcleo de un huevo fertilizado podría ser diferente del de una célula en un embrión avanzado.

Los experimentos llevados a cabo en 1950 por R. Briggs y T. J. King analizaron esta idea. Briggs y King crearon una técnica experimental delicada que se muestra en la Fig. 16-18. El núcleo fue trasplantado de las células de un embrión viejo de rana a huevos de rana, a los cuales se les había quitado el núcleo (huevos desnucleados). Briggs y King trasplantaron primero núcleos de células de blástula a huevos sin núcleo. Resultaron embriones normales. Evidentemente, entonces los núcleos trasplantados todavía eran capaces de actuar como un «practicante general» en el desarrollo. Todavía podían dirigir (asumiendo que hicieran esto) la diferenciación del embrión completo en lugar de solamente aquella parte de un embrión sobre la cual habrían podido actuar si hubieran permanecido en la blástula. El experimento se repitió, trasplantados núcleos de células de gástrulas en las primeras etapas a huevos desnucleados. Nuevamente ocurrió un desarrollo normal. Sin embargo, cuando se trasplantaban núcleos de células en estados gastrulares *tardíos*, el desarrollo era normal.

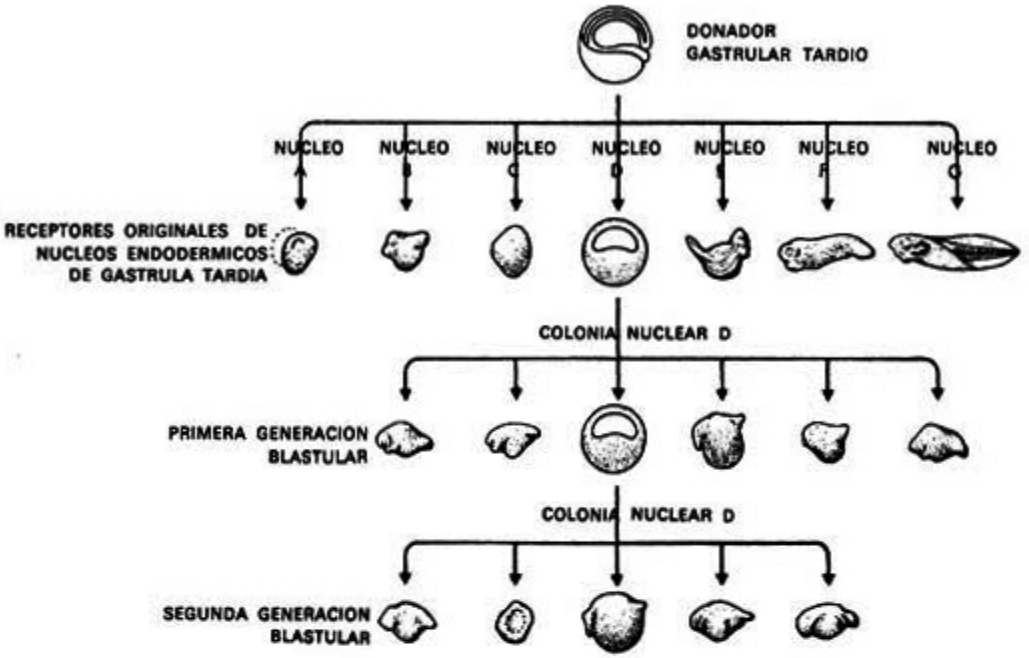


FIG. 16-19. Los núcleos obtenidos de células endodérmicas de gástrula tardía varían mucho en cuanto a su capacidad para controlar el desarrollo embrionario cuando se inyectan en huevos desnucleados. Los núcleos A, por ejemplo, parecen haber perdido el poder de controlar el desarrollo normal, mientras que los núcleos G todavía tienen este poder e inducen el desarrollo de un embrión completo. Sin embargo, cuando los descendientes (colonias) de cualquier núcleo particular se inyectan en huevos desnucleados, dan origen a embriones que son uniformes en el estado de desarrollo que obtienen. Esto indica que los genes que controlan el desarrollo están «inactivos» en los núcleos de las células a medida que avanza el desarrollo.

¿Apoyan estos experimentos la hipótesis de que en las células que se diferencian ocurre un cambio genético? Es tentador pensar esto, pero no se debe ir demasiado rápido. Considere lo que supone un «cambio genético.» Significa un cambio químico dentro de las moléculas de DNA, una mutación. No obstante, la evidencia experimental hasta ahora indica firmemente que las mutaciones ocurren enteramente al azar (mire la Fig. 3-4). Es difícil basar una hipótesis explicando un proceso tan altamente organizado como la diferenciación celular en un proceso puramente «al azar.»

¿Habrán perdido los núcleos de embriones en estados tardíos la capacidad para controlar el desarrollo normal? Estos experimentos indican que sí. Sin embargo, en 1962, el Dr. J. B. Gurdon y sus colaboradores trasplantaron a huevos huéspedes los núcleos de células endodermales de ejemplares de *Xenopus laevis* que variaban en edad desde gástrula tardía hasta el estado de renacuajo que nadaba libremente. En algunos de los huevos huéspedes experimentales, el desarrollo fue completo y normal hasta el estado adulto. En conexión con los resultados obtenidos por Briggs y King, parecería, por lo tanto, que los núcleos pueden sufrir una diferenciación funcional pero reversible (Fig. 16-19). Los experimentos de regeneración que se han discutido previamente muestran que los núcleos de células de anfibios adultos son capaces de dirigir la diferenciación necesaria para hacer crecer un nuevo apéndice.

Si se asume un cambio genético, entonces estas células deben pasar por la apropiada «desmutación» al azar. Con seguridadad, esto exige demasiada imaginación.

Sin embargo, existe todavía otra posibilidad: Abandonar la hipótesis de un «cambio genético» y asumir que el núcleo de todas las células retiene su potencial genético para controlar la diferenciación completa y normal, pero suponer que ciertos genes están suprimidos, esto es, impedidos de expresarse por sí mismos, y que sólo a aquellos genes utilizados para llevar a cabo el trabajo en ese momento les está permitido permanecer funcionales.

Esta idea plantea otra pregunta. ¿Dónde y cómo se origina esta supresión de genes? Los genes no tienen mente propia; ellos no «saben» cuándo y cómo no deben actuar. ¿No sería posible que los elementos citoplásmicos tuvieran esta responsabilidad? El hecho de que un huevo desnucleado no se desarrolle no significa que solamente el núcleo juega un papel en su desarrollo, en la misma forma que la falta de funcionamiento de un automóvil cuando se le quitan las ruedas, tampoco indica que las ruedas son las responsables para que se mueva el vehículo.

Hay una conclusión lógica para la cual deberíamos estar preparados. Lo mismo que los factores del ambiente se deben tener en cuenta cuando se trata de embriones en desarrollo y miembros regenerados, también en este caso se debe tener en cuenta el ambiente nuclear (esto es, el citoplasma), lo mismo que los factores inherentes que están dentro del núcleo.

16-11 LOS GENES Y EL DESARROLLO

En el desarrollo del pollo, el corazón aparece unas veinticuatro horas después de haberse iniciado la incubación. Las células que forman el corazón migran desde otros lugares hasta las regiones en donde se forma el corazón.

La miosina del músculo cardíaco (proteína muscular) se puede distinguir de la miosina del músculo esquelético por medio de ciertas pruebas químicas. Por lo tanto, las supuestas células del corazón se pueden reconocer antes que lleguen a las regiones en donde forman el corazón o antes de que hayan tomado la forma de células musculares cardíacas, analizando bioquímicamente sus proteínas. La diferenciación se puede descubrir mirando los cambios en la composición de las proteínas celulares.

Los experimentos de Beadle y Tatum, usando el hongo *Neurospora crassa*, demostraron una relación de uno a uno entre genes y enzimas (recuérdese que todas las enzimas son proteínas). Un segmento de DNA produce un cierto polipéptido necesario para la producción de una cierta enzima. Cada enzima, a su vez, es responsable de catalizar una reacción química particular, tal vez un paso en la producción de un pigmento. Si el gene está ausente, mutado o suprimido, la enzima apropiada no se produce. El individuo no produce pigmento y es por consiguiente un albino. Nótese la siguiente serie de reacciones.

Supóngase que el compuesto E es necesario para el organismo. Las reacciones, a pesar de ser reversibles, siguen yendo hacia la derecha, puesto que E se utiliza constantemente. La velocidad a la cual procede la reacción de la serie, es proporcional a la velocidad con que E se separa del lugar de la reacción.

Supóngase que se inhibe la expresión del gene responsable de la producción de la enzima *c*. Es decir, se impide que haya un código para la construcción de la enzima *c*. El compuesto D no se forma y, por lo tanto, tampoco se forma el compuesto E. Se acumula el compuesto C que no es utilizable por el organismo. Si C es venenoso en grandes cantidades, el organismo puede sufrir los daños y aun morir. Puesto que C se acumula, la serie de reacciones se invierte y la concentración de B y A también aumentan. (Recuerde la Sección 7-10.) *

Supóngase ahora que el compuesto E es una proteína estructural importante, necesaria para la diferenciación celular. Al suprimir uno o todos los genes responsables de la codificación de las enzimas *a*, *b*, *c*, o *d* se impediría la diferenciación.

¿Hay evidencia experimental de que algunos genes sean activos mientras que otros no lo sean? Ciertamente se debe sospechar, puesto que las células en el cuerpo humano muestran una gran variedad a pesar de que su composición genética es similar.

En tiempos determinados durante el desarrollo de insectos, los «abultamientos» o engrosamientos a los largo de los cromosomas se pueden asociar con la actividad genética. La aparición de estos engrosamientos se puede inducir con ciertas hormonas de insectos. Se podría predecir, pues, que los pasos ordenados del desarrollo de insectos en metamorfosis (que se sabe que son influenciados hormonalmente) se deben a una interacción compleja entre gene y hormona. Si los abultamientos se asocian correctamente con las actividades genéticas, es razonable formular la hipótesis de que los genes en las regiones cromosómicas que no están abultadas están inactivos y permanecerán así hasta que se establezca un ambiente celular apropiado.

Si se elimina una determinada región del grupo de células embrionarias que forman un rudimento de ala en un embrión de pollo en desarrollo, el pollo adulto muestra una deformidad específica. Se sabe que algunos pollos en los cuales no se ha llevado a cabo la operación, muestran también una deformidad similar. Esta deformidad se hereda y, por lo tanto, se origina genéticamente. Al estudiar estos embriones de pollo se nota que ha habido una falta de desarrollo en el mismo tejido que se ha eliminado experimentalmente para causar la deformidad en otros pollos. De nuevo tanto la experimentación como la observación, indican una base genética para la morfogénesis.

Se hace necesario en este punto una breve revisión de las ideas más aceptadas sobre la acción genética y la síntesis de proteínas. El gene, una parte de la molécula del DNA, pasa su mensaje heredado, codificado en el orden de sus bases nitrogenadas, al RNA mensajero (*m*RNA). El *m*RNA pasa entonces del núcleo a los ribosomas. Con ellos el código se traduce durante la síntesis de proteínas, utilizando aminoácidos recogidos y traídos a los ribosomas por el RNA transportador o

---

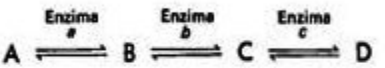
* Ver además la Sección 5-5, *Matter, Energy and Life*.

soluble (*s*RNA). La actividad genética, entonces, encierra una actividad química. Desde luego que el descenso o la suspensión de esta actividad química suprimiría efectivamente el gene.

16-12 EL CONTROL DE LA SINTESIS DE ENZIMAS

Se conocen reacciones químicas en las cuales los productos tienen un efecto inhibidor sobre las reacciones que los producen.

Si, por ejemplo, en la serie de reacciones



el producto D debe afectar la velocidad con que la enzima *a* puede catalizar la reacción que convierta A a B, entonces D está también controlando indirectamente la velocidad de su propia síntesis. La sustancia D al final de la línea tiene un efecto de «retroacción» sobre el primer paso en la serie. Una situación paralela de retroacción se puede imaginar aplicada al desarrollo. Anteriormente se estableció que las células embrionarias son sensibles al ambiente que las rodea, lo mismo que a su propio medio interno. Esto se puede resumir diagramáticamente de la siguiente manera:

GENES ⇌ CITOPLASMA ⇌ AMBIENTE

Los genes tienen influencia sobre el citoplasma. El citoplasma, a su vez, tiene una influencia de retroacción sobre los genes, «encendiéndolos» o «apagándolos» cuando se necesita. A su vez, las células influencian otras células y, por lo tanto, la composición de su ambiente.

Se pueden encontrar muchos ejemplos de esta interacción gene-citoplasma ambiente. La bacteria *Escherichia coli* puede sintetizar el aminoácido arginina, a partir de los materiales primarios de su ambiente. De este modo *E. coli* no necesita arginina en el medio para su crecimiento. Sin embargo, si se le da arginina, se inhibe la formación de una enzima necesaria para que la *E. coli* produzca arginina. La bacteria suspende la síntesis de arginina, y usa la que está presente en el ambiente. En este caso, el ambiente le ha «dicho» a la *E. coli* que no sintetice su propia arginina; pero aun así, retiene la habilidad genética para hacerlo. Si se elimina la arginina del ambiente, la *E. coli* una vez más sintetiza su propia arginina. ¿Por qué no podrían aplicarse los mismos principios a los cambios en potencialidad que muestran las células en diferenciación en un embrión o en un muñón de un miembro en regeneración?

Los biólogos franceses Jacob y Monod han mostrado que el mecanismo que controla la actividad genética de esta manera realmente incluye una segunda serie de genes, llamados **reguladores.** Los genes reguladores producen sustancias que, combinándose con los genes «estructurales», controlan su actividad y, por

lo tanto, el tipo de proteína producido (Fig. 16-20). Las sustancias que permiten que la *E. coli* produzca la enzima para la síntesis de arginina son llamadas **efectores.** Las sustancias producidas por genes reguladores se pueden combinar también con sustancias efectoras. Cuando estas dos se combinan, las sustancias reguladoras pierden su poder regulador. En otras palabras, ellas no pueden suprimir los genes cuya acción se supone que controle o suprima.

Es, desde luego, difícil juzgar en dónde termina la embriología y en dónde comienza la genética.

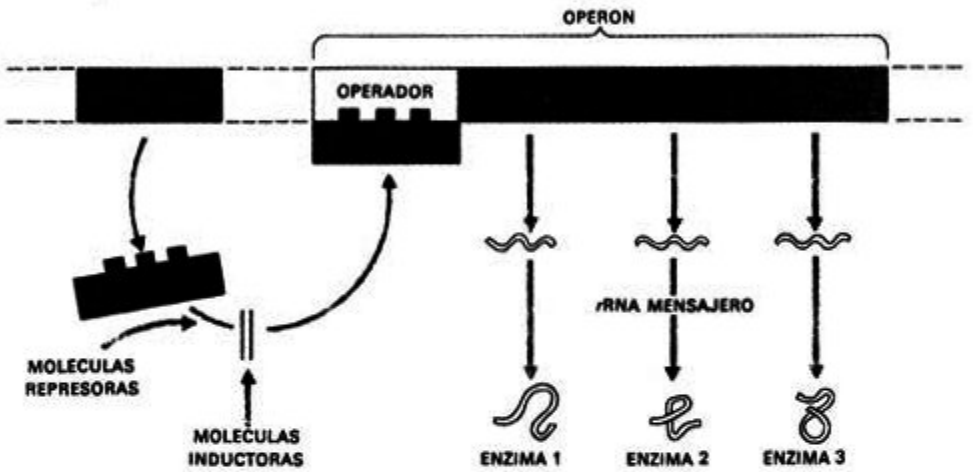


FIG. 16-20. La hipótesis de Jacob y Monod sobre la regulación genética. Los tres genes estructurales (formando un operon) están todos bajo el control del gene operador. Cuando el operador está funcionando, el operon está activo; cuando no está funcionando, el operon está inactivo. Cada gene operador, a su vez, está controlado por un gene regulador que produce una sustancia capaz de «apagar» el gene operador. Las moléculas inductoras modifican la sustancia reguladora y le impiden bloquear el operon; entonces las enzimas todavía se pueden sintetizar. La represión de la síntesis de una enzima funciona de una manera complementaria; las moléculas represoras reaccionan con las sustancias reguladoras y hacen que apaguen el operador más efectivamente.

16-13 MALFORMACIONES CONGENITAS

De vez en cuando, algo anda mal en el desarrollo embrionario. Lo que debería haber sido un animal perfectamente formado se convierte a veces en algo diferente.

¿Qué hace que un embrión se desvíe de su camino normal de desarrollo? ¿El medio? Así es, más o menos 10% de veces. El virus de la Rubéola o sarampión alemán puede causar malformaciones si la madre tiene la enfermedad durante las primeras etapas del embarazo. La droga thalidomida es otro agente externo que causa deformaciones. ¿La herencia? Sí, más o menos 10% de veces. Polidactilia (mayor número de dedos en las manos o en los pies) es un ejemplo de una malformación hereditaria. ¿Y qué sucede con el otro 80%? La respuesta no debe ser sorprendente si se tiene en cuenta la discusión anterior sobre las interrelaciones entre gene y célula, célula y célula, y célula y ambiente.

En los ratones, por ejemplo, hay un gene llamado mutación de cola corta de Danforth, un acortamiento anormal del notocordio. El notocordio constituye

la base sobre la cual se forma la columna vertebral. Más aún, el notocordio es un organizador importante; induce la formación de muchas estructuras vitales. De lo que se ha discutido en relación con inducción embrionaria, debe ser fácil imaginar el efecto que tiene un notocordió anormal sobre el embrión de ratón en desarrollo. Las estructuras que induce el notocordio son anormales; a su vez, las estructuras que éstas inducen son anormales. El resultado es más o menos el efecto que produce una «bola de nieve que se deja rodar». Por ejemplo, una vértebra producida por un notocordio anormal es anormal; por lo tanto, su articulación con la siguiente vértebra se cambia y los músculos que se originan en este hueso se desvían de su posición normal. La acción muscular es por lo tanto menos efectiva y el ratón es lisiado. Por otra parte, en el animal se induce una secuencia similar de anormalidades. El notocordio induce el intestino. Si el gene mutante está presente en homocigosis, el intestino se adelgaza. La cloaca que él induce también se reduce, lo cual quiere decir que no se forma la pared entre el seno urogenital y el recto. Se inhibe el crecimiento de los brotes de los uréteres y no se forma un riñón permanente. Estos animales, desde luego, no pueden sobrevivir (Fig. 16-21).

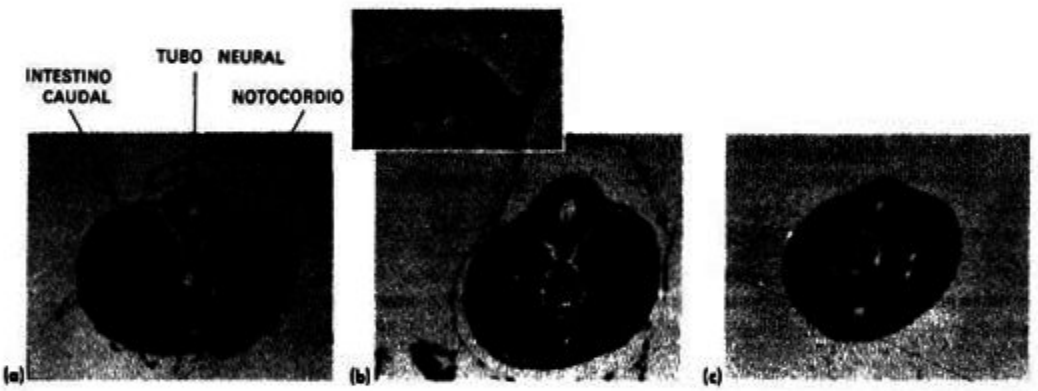


FIG. 16-21. La mutación de cola corta de Danforth. (a) Una sección transversal a lo largo de la región de la cola de un embrión de ratón normal. (b) La misma sección a través de un embrión de ratón heterozigote para esta condición. Como muestra la foto en la parte superior, estos ratones están lisiados en la parte posterior. (c) Una sección transversal tomada de un embrión homozigote para esta condición. Nótese la reducción progresiva en la diferenciación del notocordio y del tejido que lo rodea, a medida que se aumenta la expresión del gene. Este ratón no puede sobrevivir. (Foto de *Discovery*, marzo de 1963. Cortesía del Dr. H. Grüneberg.)

En la embriología, es a menudo necesario tratar con malformaciones congénitas en los términos abstractos de biología experimental. Sin embargo, no podemos ignorar ciertos hechos. En el nivel molecular, es fácil discutir malformaciones de una manera independiente: Un cambio de un aminoácido en una cadena de polipéptidos de trescientos, un bloqueo en la síntesis de la glucosa-6-dehidrogenasa, éstas pueden ser causas. Sin embargo, en relación con la vida humana, una malformación congénita es a menudo una tremenda tragedia, extendiéndose más allá de la vida o de la muerte de un individuo afectado; estos son efectos innegables.

Sería un error decir que todos los embriólogos investigadores trabajan por motivos humanitarios. La investigación tiene sus propios atractivos; la simple

satisfacción de descubrir algo nuevo es una tentación suficiente. No obstante, muchas veces los descubrimientos, que parecen ser triviales a primera vista, abren puertas de inmenso valor práctico. Causando malformaciones experimentales en animales de laboratorio, los embriólogos constantemente aprenden nuevos hechos que pueden algún día utilizarse para prevenir malformaciones congénitas en los niños.

16-14 CONCLUSION

Las preguntas planteadas por la biología del desarrollo son esenciales a toda la biología moderna. En este capítulo hemos discutido algunas de estas preguntas y hemos citado algunos de los experimentos diseñados a fin de contestarlas.

Hasta ahora, las respuestas son pocas. Las que se han obtenido dan origen a más preguntas. La naturaleza de los tejidos organizadores o agentes inductores y cómo trabajan, permanece sin contestación. La investigación en regeneración apenas ha comenzado a dar resultados que representan una esperanza para el ideal de una explicación completa. El descubrimiento de «plasmagenes» —partículas citoplásmicas que se replican a si mismas— en ciertos organismos unicelulares, plantean nuevos problemas. ¿Son estos genes citoplásmicos enteramente independientes de los genes nucleares? ¿O son por lo menos originalmente iniciados por los genes? Cualquiera que sea la respuesta, tiene una importancia lógica tanto para el genetista como para el embriólogo.

Se ha discutido la hipótesis de la «retroacción» genética y se han presentado muchas contestaciones a las preguntas hechas sobre diferenciación. No obstante, cierta evidencia, descubierta recientemente parece refutar la hipótesis de la «retroacción.» En lugar de ésta, se ha formulado la hipótesis que sostiene que los genes controlan su propio reloj, prendiéndose o apagándose ellos mismos, bajo un horario que forma parte de su misma estructura.

¿Cuál de las hipótesis es la correcta? Tal vez ambas sean correctas. O tal vez ambas sean erróneas y no se haya descubierto todavía evidencia experimental que lleve al desarrollo de mejores hipótesis. Sin importar lo que ocurra en el futuro, la embriología, a pesar de su edad de más de 2000 años, está todavía en una etapa de desarrollo.

EJERCICIOS

1. ¿Qué evidencia existe en favor de las teorías de preformación y de la epigénesis? De acuerdo con las observaciones que se pueden hacer con una lupa solamente, ¿cuál de las dos teorías parece más razonable?
2. Haga un contraste entre los experimentos de Roux y Driesch, y las interpretaciones que se han hecho de sus resultados. ¿Qué se sabe hoy para explicar estos resultados contradictorios?
3. Enfocando a los organismos vivientes desde un punto de vista filosófico, ¿en qué forma el vitalismo y el mecanicismo juegan un papel en las teorías embriológicas? ¿Por qué los experimentos de Driesch lo llevaron a unirse al vitalismo?
4. ¿Por qué la ley biogenética no es un principio sólido en biología? ¿Qué evidencia se puede reunir en contra de ella? ¿Desde qué punto de vista podría ser un método útil para observar el desarrollo de un organismo?

5. ¿En qué forma puede la cantidad de yema existente en un huevo fertilizado determinar el curso del desarrollo embrionario?
6. Describa los cambios que ocurren en el huevo inmediatamente después de la fertilización.
7. ¿En qué forma la cantidad y distribución de la yema en la blástula afectan el proceso de gastrulación?
8. ¿Cuáles son las mayores diferencias en el curso que toma el desarrollo antes y después de la gastrulación?
9. ¿Cuáles fueron los resultados de los experimentos más famosos de Spemann? Explique el concepto de inducción embrionaria. En cuanto a la dirección que este trabajo dio a los estudios embriológicos, ¿por qué diría Ud. que es inmensamente importante?
10. Explique brevemente cómo podrían funcionar las sustancias de los agentes inductores. ¿Parece que controlan directamente el desarrollo de las células hacia las cuales se difunden, o actúan indirectamente afectando la información genética de aquellas células? ¿Qué evidencia podría Vd. citar para apoyar su respuesta?
11. Observe la tabla 16-2.* Se refiere a un experimento en el cual el núcleo de un embrión donador se transplantó a un huevo desnucleado. ¿Qué indican estos datos? ¿Qué cambios parecen ocurrir en el núcleo a medida que se realiza el desarrollo embrionario? ¿Cómo explicaría esto?

TABLA 16-2

		CLIVAJE NORMAL		EMBRIONES COMPLETOS	
FUENTE DE NUCLEOS DONADORES	TOTAL DE HUEVOS INYECTADOS	NUMERO REAL	%	NUMERO REAL	%
BLASTULA	204	116	57	69	34
PRIMEROS ESTADOS DE GASTRULA	135	52	38	20	15

12. Si el núcleo de una blástula de una especie de rana se transplanta a un huevo desnucleado de otra especie, el desarrollo del embrión obtenido se suspende en los primeros estados de desarrollo. Si el núcleo de estos embriones se extrae antes de que mueran, y se transplanta de nuevo hacia huevos desnucleados de las especies donantes originales, los embriones que resultan del transplante se desarrollan anormalmente. ¿Qué indican estos resultados en cuanto a las relaciones entre el núcleo y el citoplasma?
13. Las células de la médula espinal y del notocordio inducen la formación de cartílago en embriones de anfibio. También inducen la formación de cartílago en células que se cultivan fuera del embrión. Sin embargo, solamente inducen formación de cartílago en las células que normalmente forman cartílago. ¿Cree Ud. que este hecho apoya o refuta las conclusiones obtenidas en los experimentos de Schotté?

Haga los ejercicios 14 y 15 en base a la siguiente información: los prótalos de helecho son pequeñas estructuras en forma de corazón que tienen más o menos el tamaño de una moneda de diez centavos. Ellos son una etapa en el ciclo de vida del helecho y están totalmente compuestos de células haploides. Los prótalos viven en el suelo del bosque independientemente de las grandes plantas de helechos. Cuando han alcanzado su madurez, los prótalos desarrollan órganos especiales que producen gametos, los anteridios (que producen gametos masculinos) y los archegonios (que producen gametos femeninos). Recientemente se ha trabajado mucho para tratar de entender cómo se inicia el proceso de diferenciación (mediante el cual algunas células del prótalo dan origen a anteridios y otras a archegonias). Se ha obtenido la siguiente información:

a) Si un prótalo único se deja crecer aislado en un tubo de ensayo que contiene sustancias apropiadas para el crecimiento, crecerá hasta la madurez pero no producirá anteridios.

b) Si se dejan crecer muchos prótalos en el mismo tubo de ensayo, se desarrollan anteridios rápidamente.

* Tomado de Barth, L.J., *Development, Selected Topics* (Reading, Mass.: Addison-Wesley, 1964), p. 58.

c) Si un solo prótalo se deja crecer en un medio de cultivo en el cual han crecido otros prótalos, se desarrollan anteridios rápidamente.

d) Si se concentra el medio de cultivo en el cual se han desarrollado prótalos viejos y se aplica a un prótalo joven aislado, éste se desarrollará en un número de anteridios mayor que el número normal. El número es a grandes rasgos proporcional (con ciertos límites) a la concentración del medio. La concentración no afecta la velocidad de crecimiento de los anteridios, solamente el número.

14. Ofrezca una hipótesis que explique cómo se puede controlar la diferenciación de anteridios.
15. ¿En qué forma es esto similar a la diferenciación y diferente de ésta en el desarrollo animal?
16. ¿Qué ventajas técnicas tiene el estudio de miembros en regeneración en lugar de embriones? Explique su respuesta.
17. ¿Cómo explicaría Ud. las siguientes generalizaciones?
    a) Cuanto menos complejo el animal, mayor poder de regeneración.
    b) Cuanto más viejo el organismo, menos poder de regeneración posee. (Explique su respuesta de acuerdo con la activación e inhibición del material genético dentro de las células.) Cree Ud. que estas generalizaciones son completamente válidas?
18. Describa cómo el desarrollo embrionario, a pesar de que puede tomar lugar dentro del cuerpo de la madre, está todavía sujeto a la presión de la selección natural.
19. Ha habido mucha controversia en años recientes acerca del uso de los rayos X para el examen médico de madres durante el embarazo. Algunas autoridades claman que es peligroso para el desarrollo del feto, mientras que otras dicen que los efectos son tan pequeños que las ventajas médesarrollo del feto, mientra que otras dicen que los efectos son tan pequeños que las ventajas médicas de tales exámenes son mayores que sus desventajas. La tabla 16-3 compara partos fallidos (en donde los fetos han nacido muertos), defectos congénitos (en donde los niños viven pero presentan deformaciones), y niños sanos de madres tratadas con rayos X y de madres que no lo han sido. Se declararía Ud. en favor o en contra de la teoría que dice que los rayos X definitivamente causan daño a los fetos o a las madres embarazadas?

TABLA 16-3

	MADRES TRATADAS CON RAYOS X	MADRES NO TRATADAS CON RAYOS X
NACIMIENTOS FALLIDOS	1,403 %	1,222 %
DEFECTOS CONGENITOS	6,01	4,82
NIÑOS NORMALES	80,42	83,23

20. ¿Qué hipótesis han sugerido los biólogos Jacob y Monod para explicar cómo ciertos genes entran en acción a un tiempo determinado, mientras que otros actúan más tarde?
21. ¿En qué forma los estudios sobre desarrollo embriológico (tanto en plantas como en animales) dan una posible información importante sobre el cáncer?

LECTURAS SUGERIDAS

BAKER, JEFFREY J.W., *In The Beginning: A Survey of Modern Embryology* (Columbus, Ohio: American Education Publications, Inc., 1964). El Capítulo 8 contiene una discusión de los problemas con que se enfrenta un embrión en el nacimiento.

BARTH, L.G., *Development: Selected Topics* (Reading, Mass.: Addison-Wesley Publishing Company, Inc., 1964). Una buena revisión de los conceptos de embriología moderna.

BELL, EUGENE, ed., *Molecular and Cellular Aspects of Development* (New York: Harper & Row, 1965). Una colección de algunas de las publicaciones más importantes en biología moderna del desarrollo.

JACOB, F., y E.L. WOLLMAN, «Virus and Genes». *Scientific American*, junio de 1961, p. 92. Este artículo discute algunos de los nuevos hallazgos sobre a forma reguladora de la acción de los genes en las células.

SUSSMAN, MAURICE, *Animal Growth and Development* (Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall, Inc., 1961). Una narración amena de algunos de los conceptos más importantes en la bilogía moderna del desarrollo.

CAPITULO 17

TAXONOMIA: LA CLASIFICACION DE LOS ORGANISMOS VIVIENTES

Taxonomía, o sistemática es la rama del conocimiento biológico que se relaciona con el reconocimiento, descripción, nomenclatura y clasificación de los organismos vivientes.

*W. T. Calman**

17-1 INTRODUCCION

La mayoría de las ciencias tratan de encontrar un patrón ordenado en ciertas áreas de la naturaleza. El químico, por ejemplo, trata de encontrar relaciones entre los elementos y los compuestos con los que trabaja. Habla de metales y no metales, ácidos y bases, carbohidratos y proteínas. La tabla periódica es el resultado de su intento para encontrar un orden lógico entre los elementos químicos conocidos. En realidad, una gran parte del progreso del hombre a través de la historia se puede interpretar como el resultado de esta búsqueda de ordenamiento.

Con seguridad, una de las grandes realizaciones del hombre ha sido su conocimiento sobre la clasificación de las cosas en beneficio propio. El hombre primitivo probablemente agrupó los animales en peligrosos y no peligrosos, los que podían volar y los que no podían, los que eran comestibles, y los que no lo eran, etc. Este sistema de clasificación, a pesar de ser primitivo, tenía un uso inmediato y práctico para él. Podía enseñárselo a sus hijos y ellos a sus descendientes, añadiendo detalles y mejorándolos a medida que se comprobaba que el criterio viejo era inadecuado o engañoso.

---

* W.T. Calman, *The Classification of Animals* (London: Methuen & Co. Ltd., 1949).

Se clasifican las cosas para ordenarlas y hacerlas más fáciles de entender y eliminar el aprendizaje repetido. No obstante, los biólogos se encuentran con un trabajo aterrador cuando tratan de hacer separaciones en el mundo de los organismos vivientes. En ningún otro grupo de objetos existe tanta variedad entre individuos y entre grupos.

17-2 EL DESARROLLO DE LOS ESQUEMAS TAXONOMICOS

Desde hace mucho tiempo se ha intentado la clasificación de los organismos. Teófrasto (370-285 a. de C.) trató de clasificar todas las plantas conocidas teniendo en cuenta su forma, su período de vida y su habitación. Muchos otros investigadores siguieron su ejemplo trabajando tanto con plantas como con animales. Sin embargo, la falta de comunicación entre diferentes naturalistas hizo imposible la adopción de cualquier sistema de clasificación. Tampoco hubo ninguna uniformidad en el criterio de agrupación de los organismos. Un investigador podía clasificar los animales de acuerdo con sus movimientos (volar, nadar, correr, etc.). Otro podía seleccionar su habitat (tierra, mar, aire) o la distribución geográfica (asiáticos, europeos, africanos, etc.), según su criterio.

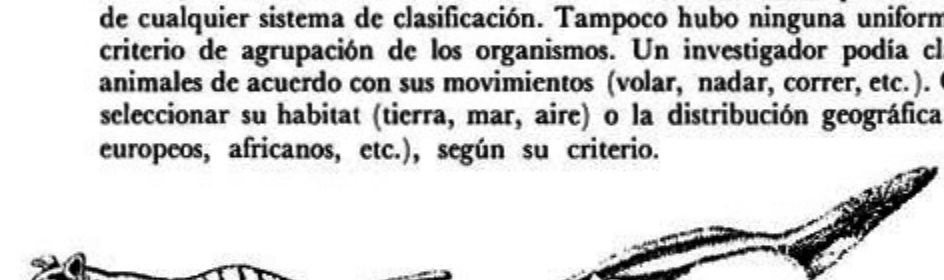


FIG. 17-1. A menudo, las causas de los problemas taxonómicos son las semejanzas anatómicas superficiales entre dos o más grupos de organismos fundamentalmente distintos. Estos, en general, se deben a una similitud en los nichos ecológicos ocupados por los organismos, y no a líneas comunes de descendencia. Entonces, el organismo A, parece pertenecer al orden Carnivora y el organismo B al orden de Rodentia; sin embargo, ambos organismos son marsupiales, de la Subclase Metatheria.

Desde luego, cualquiera de estos criterios constituyen una base perfectamente adecuada para desarrollar un sistema de clasificación. El sistema que escoja un naturalista dependerá en primer lugar del *propósito* que tenga al hacer el sistema. Un propósito podría ser clasificar las plantas de uso medicinal. De acuerdo con esto, todas las plantas cuyo extracto reduzca la fiebre se colocarían en un grupo, mientras que aquellas cuyo extracto alivia el dolor se podrían clasificar en otro grupo. Es posible que las plantas de un determinado grupo no tengan nada en común en cuanto a tamaño, forma o color, pero podrían tener funciones medicinales íntimamente relacionadas. En el período anterior al siglo XVIII se desarrollaron muchos esquemas de clasificación de acuerdo con este criterio.

Hoy se reconoce que muchas variedades de organismos en la Tierra han evolucionado por la modificación de antepasados comunes, y, por lo tanto, los biólogos

están de acuerdo en que el método más útil de clasificación general debe reflejar la relación evolutiva. En general, las estructuras anatómicas parecen proveer las bases para un sistema de clasificación de este tipo. Sin embargo, los taxonomistas han encontrado que nunca es válido hacer uso de un solo criterio al establecer la posición de un grupo de animales en el esquema de clasificación. Por ejemplo, algunos organismos cuya apariencia externa es semejante no están *necesariamente* íntimamente relacionados en cuanto a su desarrollo evolutivo.

La figura 17-1 muestra dos organismos, uno de los cuales parece un miembro del orden carnívoro y el otro un miembro del orden de roedores (que incluye ardillas y ratas). Aparentemente, de acuerdo con estas características externas, sería válida esta clasificación. Sin embargo, la fisiología reproductiva de estos últimos animales, revela que no son mamíferos típicos (como el perro o la ardilla), sino marsupiales. A diferencia de los mamíferos, los marsupiales dan a luz a su descendencia en una etapa bastante inmadura y la llevan en bolsas durante el tiempo necesario para que los recién nacidos completen su desarrollo. Entonces, de acuerdo con su origen, los dos organismos que se muestran en la figura 17-1 tienen entre sí una relación más íntima que con un perro o con una ardilla voladora. Pero las adaptaciones evolutivas han producido un parecido al azar entre ellos y otros grupos de animales bastante diferentes. El organismo A, llamado «lobo» de Tasmania, ocupa en su territorio nativo (Australia), el mismo nicho ecológico que un lobo o un perro en otras regiones geográficas; el organismo B ocupa un nicho similar al de las ardillas voladoras en Norteamérica.

La necesidad de un criterio único en cualquier esquema de clasificación es de importancia obvia. Además, debe haber algún plan de nomenclatura y agrupamiento, uno que se acomode no solamente a todos los animales y plantas conocidas hasta el presente, sino también a aquellos que se descubrirán en el futuro. Esta necesidad fue vista en 1735 por Carlos Linneo, cuando publicó la primera de las diez ediciones de su trabajo *Systema Naturae*. Linneo no inventó el sistema que presenta en su libro. Este fue el trabajo de muchos hombres anteriores a él. Sin embargo, al publicar su *Systema Naturae*, estimuló favorablemente a los taxónomos.

El sistema líneo, como se utiliza hoy, consta de siete clasificaciones o agrupamientos básicos, cuya lista aparece a continuación, organizados desde el más grande al más pequeño:

REINO
PHYLUM
CLASE
ORDEN
FAMILIA
GENERO
ESPECIE

Para muchos naturalistas, estos siete grupos son insuficientes. Los grupos adicionales se forman con el prefijo **super-, sub-** e **infra-** y los nombres que ya se han dado. Ocasionalmente, inclusive se añade un grupo lateral o **cohorte.**

Esto aumenta muchísimo la versatilidad del sistema. Obsérvese la siguiente clasificación completa del hombre:

REINO	Animalia	SUBORDEN	Anthropoidea
PHYLUM	Chordata	SUPERFAMILIA	Hominidea
SUBPHYLUM	Vertebrata	FAMILIA	Hominidae
SUPERCLASE	Tetrapoda	SUBFAMILIA	Hominidae
CLASE	Mammalia	GENERO	*Homo*
SUBCLASE	Theria	ESPECIE	*sapiens*
INFRACLASE	Eutheria	SUBESPECIE	*sapiens*
(COHORTE	Unfuiculata—opcional)	(escrito *Homo sapiens sapiens*)	
ORDEN	Primata		

Los grupos mencionados en este esquema forman una **jerarquía.** Cada grupo en la jerarquía incluye una variedad mayor de características que el grupo inmediatamente inferior. Entonces el criterio que coloca a un organismo en un reino dado, tiene una aplicabilidad más amplia que el que lo coloca en un *phylum* dentro de ese reino.

Todos, probablemente, conocen el juego de «las veinte preguntas», en el cual una persona trata de descubrir la identidad de un objeto que otra tiene en mente, haciéndole veinte preguntas sobre el objeto. El oponente debe contestar las preguntas honestamente; cuanto menos preguntas se empleen para descubrir la identidad del objeto, mejor será la puntuación del que pregunta. Ahora, supóngase que se comience preguntando al oponente cosas como: «¿es un gato?... ¿un perro?..., ¿la perilla de una puerta?..., ¿un clavo?..., ¿un tablero de ajedrez?..., ¿una bicicleta?...», etc. Obviamente, en esta forma, él agotará rápidamente sus veinte preguntas. Habría muy pocas probabilidades de adivinar la respuesta correcta, porque cada pregunta eliminaría solamente una posibilidad y no varias. Por otra parte, si la primera pregunta fuera «¿es un animal, vegetal o mineral?» (a propósito, una división en la que Linneo agrupó a todos los objetos naturales), la respuesta eliminaría dos tercios de los objetos del universo. Dada la respuesta a esta primera pregunta (supóngase que el objeto sea un animal), el que pregunta seguiría con la misma táctica, tratando de determinar qué *tipo* de animal es (ave, reptil, mamífero). Sus preguntas se harían progresivamente más específicas hasta obtener la respuesta correcta. En esta forma, generalmente es posible obtener la respuesta con mucho menos de veinte preguntas.

El biólogo que trata de clasificar un animal o una planta que es nueva pará él, está simplemente jugando a las veinte preguntas. Comienza por observar el espécimen y determinar el phylum (o Reino, en algunos casos ambiguos) al cual pertenece. En muchos casos, puede ser obvio el sitio en donde debe estar el organismo, desde el nivel de phylum hasta el nivel de Orden y aun de Género. En estos casos, la experiencia anterior del biólogo le ayuda a restringir rápidamente las posibilidades. Sin embargo, todavía le queda el tratar de colocar el organismo dentro de una especie. Esto exige hacer específicamente preguntas más y más restringidas, hasta que finalmente se obtiene una categoría más allá de la cual no se puede seguir. Generalmente — aunque no siempre— es la especie.

En taxonomía, las especies son la unidad básica de clasificación, porque ellas ocupan una posición más definida que cualquier otra agrupación superior en el mundo biológico. Los géneros, los órdenes, las familias, las clases o los phyla existen solamente como agrupaciones clasificatorias designadas por los biólogos. Por el contrario, las especies tienen una realidad importante en la naturaleza. Generalmente los miembros de una especie están reproductivamente aislados de los miembros de otra especie. Aunque los biólogos siempre tienen dificultades al formular un concepto de especies que incluya todas las plantas, animales y microorganismos, ya los biólogos competentes no discuten (como antes) sobre si las especies son solamente agrupaciones artificiales organizadas por el hombre.

Las categorías taxonómicas superiores como el género o familia tienen, según lo que piensan los biólogos, solamente una realidad histórica. Estas categorías son determinadas por el hombre de acuerdo con sus obervaciones visuales de estructuras y/o similitudes ecológicas. Por lo tanto, un género contiene un gran número de especies que tienen ciertas características en común. A su vez, un orden contiene un gran número de géneros con atributos comunes. Por ejemplo, el orden *Rodentia* (roedores) encierra una gran variedad de organismos diferentes, incluyendo el ratón, la ardilla y el hamster. Cada uno de estos organismos representa un género separado, el cual, a su vez, está compuesto de un gran número de especies. Sin embargo, todos estos grupos pertenecen a un orden porque todos ellos tienen incisivos (los dos dientes frontales) prominentes que se usan para morder o roer. Este es un criterio establecido para los miembros del orden de Rodentia. A su vez, el orden de Rodentia está agrupado con un sinnúmero de otros órdenes dentro de la clase *Mammalia*. El criterio para esta agrupación es la forma de nacimiento y el hecho de que los hijos se alimentan con la leche materna.

17-3 EL SISTEMA DE NOMENCLATURA BINOMIAL

Además de invocar el sistema de agrupación jerárquico, Linneo apoyó la adopción de otras reglas para la taxonomía. Los organismos se debían identificar por sus nombres de género y especie, el último con minúscula. Asi el hombre se clasifica como *Homo sapiens* y el león como *Felis pardus*. (Compare con la presentación de los nombres en un directorio telefónico, por ejemplo, Pérez, Juan.) Este sistema para los nombres en taxonomía se conoce como **nomenclatura binomial,** lo que literalmente quiere decir «llamarlo con dos nombres».

Linneo también insistió en que todos los nombres taxonómicos debían ser latinizados. El lo hizo hasta con su propio nombre (que fue Karl von Linné en su forma no latinizada). Había dos razones principales para la selección del latín. Ante todo, era la lengua utilizada por los escolásticos en los tiempos de Linneo. Segundo, puesto que era una lengua «muerta», el significado de sus palabras tenía menos posibilidades de cambio. El uso del latín en la taxonomía no significa que los nombres de todos los organismos deben venir de nombres latinos. Muchos nombres se escogen del griego, del francés, del inglés y de otras lenguas. Pero se les da una terminación latina, sin tener en cuenta su origen.

Ciertas reglas generales para escribir nombres taxonómicos han sido aceptadas mundialmente. Los nombres de género y especie se escriben siempre en bastardilla, por ejemplo, *Fasciola hepatica*, el gusano del hígado del cordero. Ocasionalmente, se usa una nomenclatura trinomial. Por ejemplo, Linneo clasificó la raza humana caucásica como *Homo sapiens sapiens;* un tipo de rana se clasifica como *Rana esculenta marmorata*. En estos casos, el tercer término designa la subespecie.

Comisiones internacionales dictan estas reglas y fuerzan a que se cumplan. La primera comisión en Zoología se reunió en 1842, incluyendo entre sus miembros a Charles Darwin. Las reglas adoptadas por estas comisiones deben ser observadas por todos los biólogos que deseen que su trabajo sea reconocido. No es necesario describir ahora todas las reglas de taxonomía que han sido adoptadas. Algunas de ellas son bastante legalistas y complejas; en realidad, muchos biólogos profesionales no están totalmente familiarizados con ellas. Basta destacar que la existencia de un comité de regulación con autoridad para imponerlas es indispensable para el éxito de la clasificación de plantas y animales.

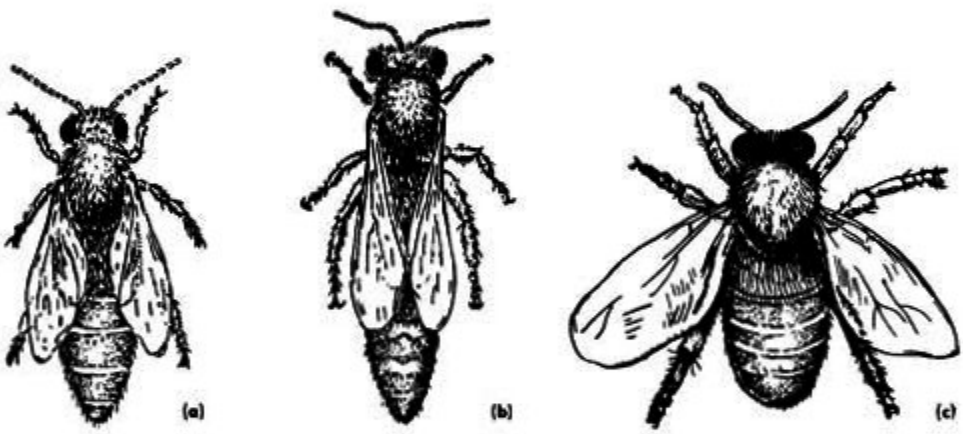


FIG. 17-2. En estas tres formas de abeja, *Apis mellifera* se muestra un ejemplo bien conocido de polimorfismo. (a) La hembra estéril obrera, (b) la reina fértil, y (c) el zángano (macho).

Debido a la influencia de la Comisión Internacional de Taxonomía, el descubrimiento y obtención de la aceptación internacional de las nuevas especies sigue un patrón bastante uniforme. Supóngase que un entomólogo captura un insecto que él cree que es un representante de una nueva especie. El procedimiento a seguir para que su hallazgo sea reconocido puede ser así:

1) *Reconocimiento y descripción del organismo.* Esto incluye estudios de la anatomía, fisiología, morfología y otra información pertinente que le permita a un entomólogo saber qué relación tiene la especie con otros grupos conocidos.

2) *Localización del animal en el lugar que le corresponde dentro del sistema jerárquico de Linneo.* Este paso depende de la evidencia obtenida en el paso 1, y se lleva a cabo «utilizando claves» para el organismo —comparando su descripción con descrip-

ciones publicadas sobre estos tipos de organismos en general, hasta el punto en donde el espécimen esté de acuerdo con una descripción muy específica, lo mismo que con todas las más generales que le preceden—. En el Apéndice 4 se da un ejemplo de una clave para árboles y matorrales de una determinada región. El uso de una clave en la Biología es, como se puede ver, simplemente un juego formal de veinte preguntas.

Se presentan complicaciones al clasificar especies que tienen miembros que exhiben diferentes formas anatómicas. Este **polimorfismo** (*poli*=muchas, *morph* = forma) lo muestran muchos insectos coloniales; por ejemplo, hormigas, abejas y comejenes (ver la Fig. 17-2). La abeja obrera, la reina y el macho (zángano) son todos bastante diferentes. Sin embargo, lógicamente pertenecen a la misma especie. El taxonomista debe tener cuidado de no clasificar el tipo descubierto como una nueva especie cuando en realidad es simplemente una forma diferente de una especie conocida.

Si se sabe que el organismo no representa una nueva especie, sino una especie vieja que ya está descrita, el entomólogo simplemente le asigna al espécimen su lugar apropiado dentro del grupo. Sin embargo, si el organismo representa una nueva especie, seguramente no encaja en la clave. El entomólogo debe entonces describirla muy cuidadosamente, resaltando por qué no encaja en la clave establecida, haciendo dibujos del organismo y explicando por qué él cree que representa una nueva especie no descrita todavía.

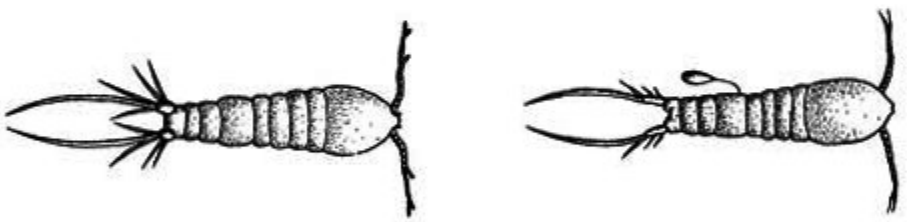


FIG. 17-3. Dibujos con cámara lúcida de dos especies de un pequeño crustáceo de agua dulce llamado un cepépodo. Estos dibujos simples pero exactos ayudan al taxonomista a identificar las pequeñas diferencias anatómicas que pueden distinguir una especie de otra.

3) *Selección de nomenclatura, o* denominación de la nueva especie. Este es el paso más simple de todos. El entomólogo escoge un nombre, lo latiniza y publica su hallazgo en una impresión corta y dedica una publicación a la descripción de la especie nueva que se ha descubierto. Se pone énfasis especial en los aspectos que son diferentes entre esta especie y el tipo similar más cercano. Las ilustraciones se hacen teniendo en cuenta la *exactitud* y no el mérito artístico (ver la Fig. 17-3). A menudo, los organismos microscópicos o las partes se dibujan con la ayuda de una cámara lúcida (ver el glosario).

El biólogo ha sido objeto por mucho tiempo de varias burlas —algunas buenas y otras malas— sobre la selección de nombres para organismos vivientes. Para el principiante, estos nombres son inútilmente complejos. Lo que la mayoría de la

gente llama una rata, el biólogo lo llama *Rattus rattus rattus*. Sin embargo, hay razones excelentes para que el científico escoja el camino más largo.

Primero: El uso de nombres comunes para los organismos lleva a una gran confusión A menudo, los nombres comunes varían de una localidad a otra, aun dentro de unas pocas millas cuadradas. Por ejemplo, los miembros del orden de insectos *Odonata* se llaman generalmente libélulas; pero también se conocen como caballitos del diablo, mosquito halcón, alimentadores de serpientes, etc. En contraste, los biólogos de todo el mundo usan solamente un nombre para este orden de insectos.

Segundo: Un solo nombre común se usa a menudo indiscriminadamente para un gran número de especies. En realidad, cuando se usa comúnmente el nombre «rata» se puede dar a muchos animales diferentes (por ejemplo, la rata almizclera). En una forma similar, el término «lobo» se aplica no solamente al conocido pariente salvaje del perro, sino también al «lobo» de Tasmania, que, como lo hemos visto en la figura 17-1, es en realidad un marsupial. Por otra parte, con el término biológico *Rattus rattus rattus* se indica exactamente el género, especie y subespecie del animal del que se está hablando.

A menudo los estudiantes de biología están firmemente convencidos de que los nombres taxonómicos se escogen porque son difíciles de aprender. Sin embargo, si las palabras parecen difíciles, no se han hecho deliberadamente así. Por el contrario, la mayoría de las denominaciones biológicas se hacen tratando de que sean tanto simples como descriptivas. Por ejemplo, el lirio, que se llama *Tigrinum giganteum* es el lirio tigre gigante. El llamado *Tigrinum speciosum rubrum* es la variedad roja. (El autor tuvo una vez a un estudiante que en un examen no fue capaz de recordar el nombre de la especie del gato común, *Felis domestica*. Sin embargo, el estudiante tuvo la suficiente agudeza mental para inventar un nombre descriptivo: ¡su contestación fue *Felis mininogatius!*

17-4 EL PROBLEMA DE LA DEFINICION DE ESPECIE

La definición de una especie fue mucho más simple en el tiempo de Linneo que en los tiempos actuales. En el siglo XVII, se creyó que las especies eran fijas e invariables. Por lo tanto, se pensó que una descripción detallada de plantas y animales se podrían aplicar correctamente en cualquier época en pasado, presente o futuro.

Sin embargo, a medida que las ideas de evolución se iban aceptando más y más y el trabajo paleontológico descubría muchas formas que no tenían un representante entre los organismos vivientes, se hizo obvio que la antigua idea de especies invariables no era correcta. Hoy, pensamos que las especies vivientes son como sencillamente las ramas más altas de un árbol que crecen constantemente (ver la Fig. 17-4). Si cortamos las ramas a cualquier nivel, veremos la distribución de especies como existió en ese momento del pasado.

El procedimiento que se seguía cuando comenzó la taxonomía consistía en describir una determinada especie en base del estudio anatómico detallado de unos pocos especímenes «representativos» de esa especie. Durante los siglos XVIII y XIX, muestras de especies nuevas no descritas, descubiertas en áreas remotas del mundo,

se enviaban a taxónomos profesionales, cuyo trabajo era describir y clasificar los organismos. Después de haber examinado un nuevo organismo, el taxónomo decidía si era solamente una subdivisión de una especie existente, o era lo suficientemente diferente como para clasificarse como una nueva especie. No obstante, el número de especies que estudiaban los taxónomos se limitaba generalmente a uno o dos individuos de cada especie, y este estudio sólo lo realizaba en el laboratorio o cuarto de trabajo.

Posteriormente los taxónomos fueron al campo para estudiar los especímenes, y sólo entonces pudieron analizar las especies no solamente en una escala mayor, sino también con criterio diferente, la presencia o ausencia de cruzamiento. Como ilustra el siguiente ejemplo, los patrones de cruzamiento revelan diferencias entre especies que podrían pasarse por alto en un simple examen anatómico.

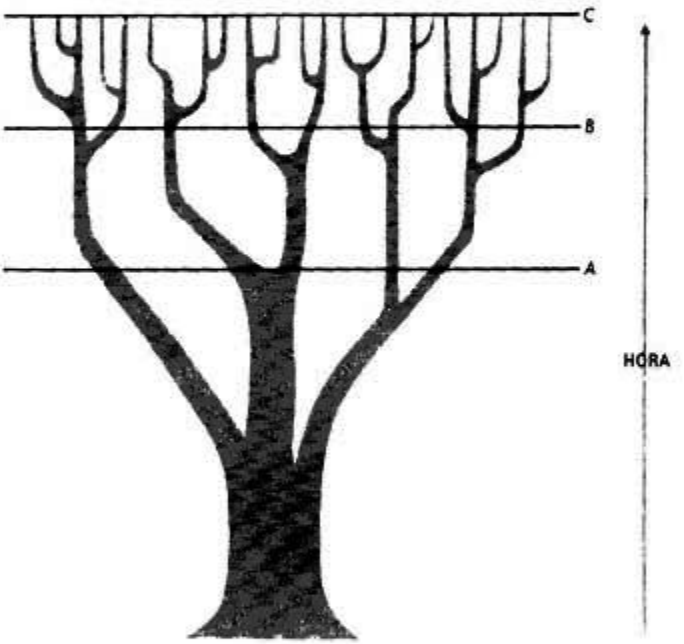


FIG. 17-4. Vista esquemática de la evolución de un grupo de especies que tienen un antepasado común único. Las partes superiores del «árbol» al nivel *C* representan las especies presentes que existen de un género particular. Los niveles *B* y *A* representan diferentes períodos de tiempo en el pasado geológico. Se puede ver que el número de especies en el tiempo *A* era menor que en el tiempo *B*. Las especies y grupos de especies cambian constantemente a través del tiempo, y las técnicas taxonómicas modernas deben tener esto en cuenta.

En las cercanías de Austin, Texas, viven un sinúmero de especies diferentes de la pequeña mosca de la fruta, *Drosophila*. Muchas de estas especies son tan similares anatómicamente, que se necesitaría una persona realmente experta para notar cualquier característica que las diferencie. Las diferencias son mucho menores, que, por ejemplo, entre bulldog y un gran danés, que son miembros de la misma especie. Sin embargo, el estudio de estas moscas en su habitat natural muestra que ninguna de estas especies (cerca de 40) se cruzan entre sí. Las diferencias fisiológicas son lo suficientemente grandes para que los cruces entre ellas o la hibridación no produzcan descendencia viable. Si se hubieran aplicado a este problema los conceptos antiguos de especies, y sólo unas pocas moscas se hubieran estudiado anatómicamente bajo el microscopio, probablemente no se habría determinado el número y las diferencias entre estas especies. Observando los organismos en relación con su ambiente se obtiene una agrupación más fidedigna de las moscas de acuerdo con sus especies.

Sin embargo, la utilización de intercruces como único criterio para la diferenciación de especies, presenta ciertas dificultades para el biólogo moderno, que quiere desarrollar un concepto de especie aplicable a todos los grupos tanto en los reinos animal como vegetal. Primero: Aunque los cruces interespecíficos ocurren muy rara vez en el reino animal, sí ocurren frecuentemente entre plantas. Dos plantas progenitoras que son capaces de producir descendencia híbrida, frecuentemente tienen que considerarse como especies distintas porque difieren bastante en su anatomía y en otros detalles. Los taxónomos creen que si las plantas no se cruzan normalmente en la naturaleza, unos pocos casos de hibridación no exigen que las plantas en cuestión sean consideradas como la misma especie.

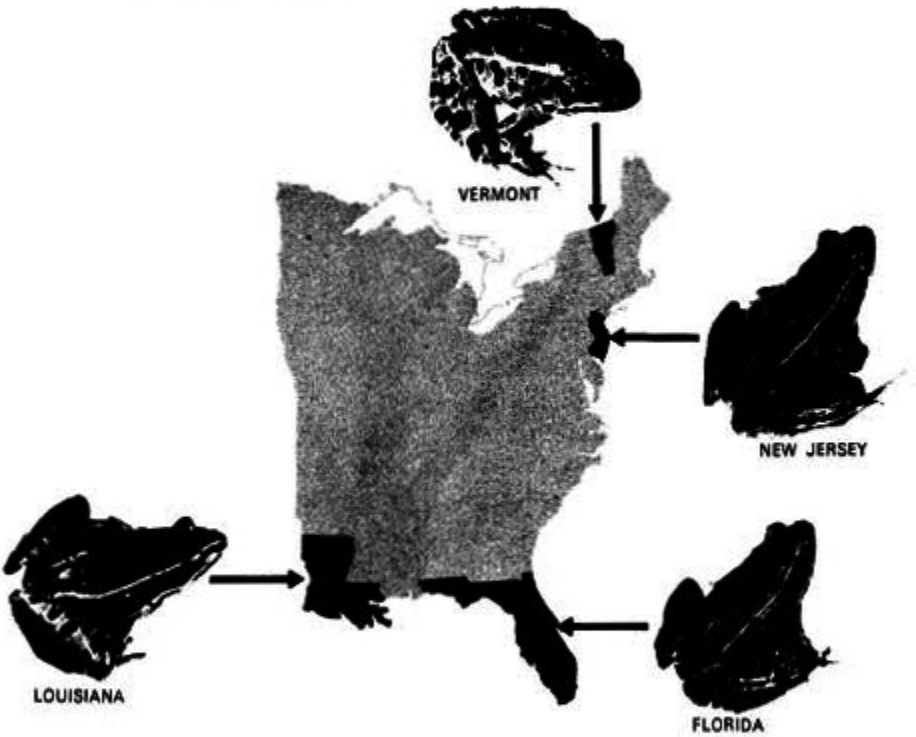


FIG. 17-5. Mapa del este de los Estados Unidos, que muestra la distribución de variedades de una sola especie de ranas del pasto, del género *Rana*. La variedad Vermont y la variedad Florida no pueden cruzarse naturalmente, sin embargo, todavía se consideran miembros de una misma especie, porque cada una se puede cruzar con la variedad vecina. Las especies se han extendido por toda esta gran región geográfica en el curso de muchos miles de años. (Fotos cortesía del Profesor John A. Moore, University of Columbia.)

En el reino animal, en el caso de la rana de los pastos, se encuentra un ejemplo que representa el lado opuesto de la moneda. Este anfibio tiene una distribución continua desde Vermont hasta Florida (ver la figura 17-5). A pesar de que las de poblaciones adyacentes pueden cruzarse y realmente así ocurre, la variedad Vermont no puede aparearse con la variedad Florida aunque se pongan en contacto en Vermont o en Florida. Sin embargo, si las especies de Florida se acondicionan primero a la temperatura del agua en la cual viven las ranas de Vermont (o viceversa) el apareamiento se realiza. Entonces, ¿cómo clasificamos las variedades

Vermont y Florida? ¿Son especies separadas? De acuerdo con el ejemplo de las plantas que se discutió en el párrafo anterior, nos inclinaríamos a decir que sí, puesto que las dos ranas generalmente no se aparean en la naturaleza. Sin embargo, los taxónomos consideran que las dos variedades son miembros de la misma especie *(Rana pipiens)*. La razón es que puesto que cada variedad geográfica puede entrecruzarse con la variedad vecina, las características genéticas pueden extenderse completamente en la población, desde Florida hasta Vermont.

Otra dificultad con el criterio de intercruces como base del concepto de especies se presenta con los microorganismos. Muchas especies unicelulares no se reproducen por medios sexuales. Es obvio que ellas no puedan dividirse en especies, teniendo en cuenta si se cruzan o no. En este caso, este criterio no tiene significado alguno. Sin embargo, las especies entre los microorganismos son tan definidas (en términos anatómicos y fisiológicos) como entre las formas que se reproducen sexualmente.

Estos son sólo algunos de los problemas que se presentan al tratar de llegar a una definición satisfactoria de especies. Ahora es posible estudiar algunos de los medios utilizados por los taxónomos modernos para abordar el problema de las especies y sus intentos para vencer los problemas antes mencionados.

Los biólogos piensan que especies íntimamente relacionadas han sufrido divergencias a partir de un ancestro común. Se pueden ver varios estados de divergencia en la naturaleza de hoy en día. Lo que podrían haber sido variedades de una misma especie, en determinado tiempo, se han convertido en especies distintas en otro tiempo. Por ejemplo, todos los gatos domésticos (siamés, persa, angora) se consideran hoy miembros de una especie, *Felis domestica*. En un futuro lejano, podrían divergir lo suficiente como para considerarse miembros de especies distintas. El concepto de una especie desarrollado por biólogos modernos trata de tomar en cuenta esta naturaleza dinámica de la especie.

El concepto factible de especie es aquel que considera las especies como una población activa de organismos que tienen en común muchas características anatómicas, fisiológicas y de comportamiento. En muchos casos, las diferencias fisiológicas o de comportamiento pueden separar especies que no se pueden distinguir por diferencias anatómicas. Esta manera de considerar las especies se puede llamar **concepto multidimensional de especie** y está basado en la idea de que no *hay un criterio único* suficiente para definir una especie. De acuerdo con este concepto multidimensional, el taxónomo trata de tomar en cuenta todos los aspectos de un organismo —morfología, comportamiento, fisiología y patrones reproductivos—, cuando se pregunta si dos grupos de organismos representan diferentes especies o una sola especie.

17-5 ALGUNAS TECNICAS MODERNAS PARA ABORDAR LA TAXONOMIA

Las diferencias en patrones de comportamiento han llegado a ser uno de los criterios más importantes en la taxonomía animal moderna. Por ejemplo, las diferencias en el comportamiento de pareamiento del pez gasterosteo de tres y nueve espinas constituye una de las características que distingue a las especies. No hay nada más que les impida parearse, pues cuando los huevos se inseminan artificialmente,

producen una descendencia de híbridos sanos. El macho de tres espinas tiene un patrón de comportamiento para el cortejo (una forma de nadar «bailando») que atrae solamente a las hembras de tres espinas. El pez de nueve espinas tiene una danza ligeramente diferente que atrae solamente a las hembras de nueve espinas. Es interesante notar que las danzas de ambos machos son semejantes al principio, y que, por lo tanto, un macho de tres espinas puede atraer la atención de una hembra de nueve espinas hasta el momento en que su comportamiento se desvía del patrón de su especie. Tan pronto sucede esto, ella pierde interés. En esta forma, se previene naturalmente la ocurrencia de la hibridación.

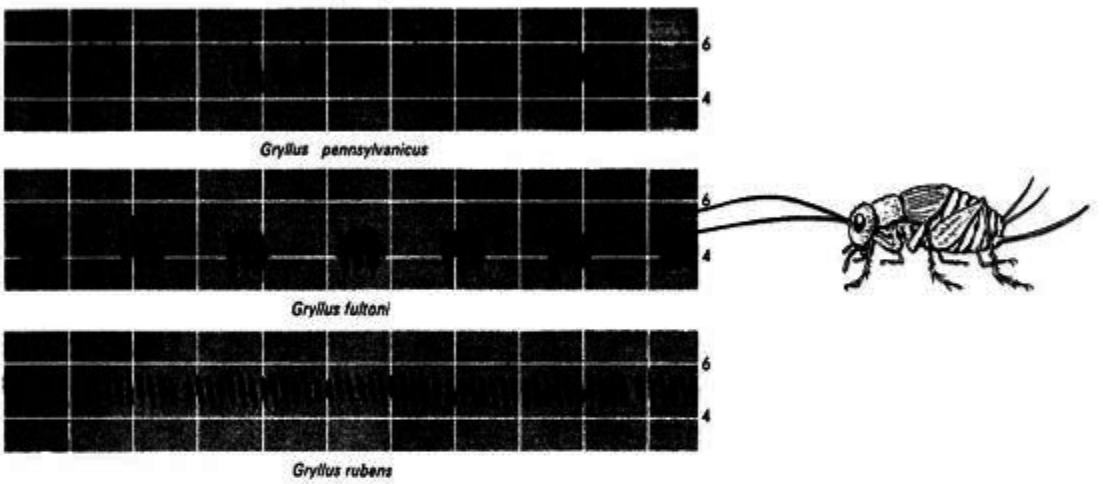


FIG. 17-6. Patrones de sonido grabados de tres especies de grillos comunes. Utilizando estas técnicas, se han encontrado que existen solamente seis especies diferentes de grillos de campo en el oriente de los Estados Unidos. El uso de procedimientos taxonómicos tradicionales había hecho que los primeros taxonomistas creyeran que todos los grillos en el hemisferio occidental pertenecían a una sola especie.

Otro ejemplo de la utilización de patrones de comportamiento en taxonomía se puede observar en la figura 17-6. En este caso, el análisis de las grabaciones del sonido del canto del grillo, provee una base para la separación de las diferentes especies de un mismo género. Los grillos machos cantan para atraer a las hembras. Una hembra responderá solamente al canto que se asemeje más íntimamente al patrón de su propia especie. Desde luego, el apareamiento no ocurrirá entre especies cuyos patrones difieran mucho entre sí.

En gran parte, la biología moderna está orientada hacia el aspecto molecular, y la taxonomía no es una excepción. Las diferencias bioquímicas constituyen un medio de gran importancia por el cual se pueden distinguir las especies. Por ejemplo, algunos tipos de proteínas, como los pigmentos o la proteína de la sangre, la hemoglobina, varían en su composición entre diferentes especies. La composición de las proteínas se puede determinar por el proceso de **electroforesis** (ver el glosario), y se pueden comparar los patrones electroforéticos de la misma proteína en diferentes especies. Desde que esta técnica da resultados cuantitativos, se pueden apreciar las diferencias exactas entre dos muestras (ver la Fig. 17-7). Los estudios bioquímicos son especialmente útiles cuando se trabaja con microorganismos, sobre todo con bacterias. Dos bacterias pueden aparecer anatómicamente idénticas.

No obstante, si la suma total de las diferencias bioquímicas es lo suficientemente grande, se pueden considerar como especies distintas.

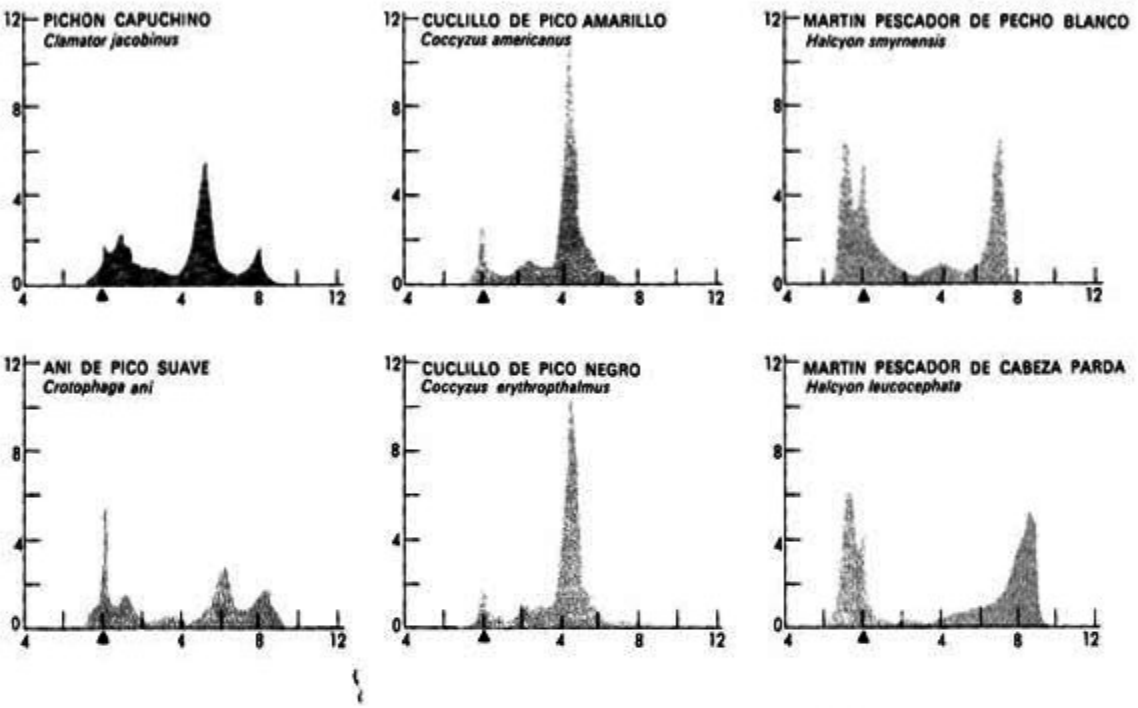


FIG. 17-7. Patrones electroforéticos de las proteínas de la clara del huevo. Nótese sobre todo las similitudes entre las especies de un mismo género. (Basadas en fotos de R. E. Alston *et al., Biochemical Systematics*. Englewood Cliffs, N. J.: Prentice-Hall, 1963. Cortesía de Charles G. Sibley.)

La comparación de las similitudes en el DNA es una técnica relativamente nueva para analizar interrelaciones entre especies. La técnica está basada en creencias bien establecidas de que es el DNA el que determina las características de los organismos vivientes. Cuanto más íntimamente relacionados estén dos organismos, más se parecerán sus DNA. Las moléculas de DNA de una especie se mezclan con un agar poroso. Las moléculas del DNA fragmentado de otra especie se marcan con un isótopo radioactivo y se pasan a través del agar. Cuanto más semejantes sean los dos tipos de DNA, más combinaciones habrá entre los fragmentos de DNA marcados y los no marcados; por lo tanto, un número menor de fragmentos radioactivos de DNA se recogerán después de pasar a través del agar. Si las dos especies no son íntimamente relacionadas, el DNA no marcado del agar tomará muy pocos fragmentos de DNA marcado. En este caso, la mayor parte de los fragmentos de DNA marcado pasarán a través del agar. La técnica se representa diaframáticamente en la Fig. 17-8.

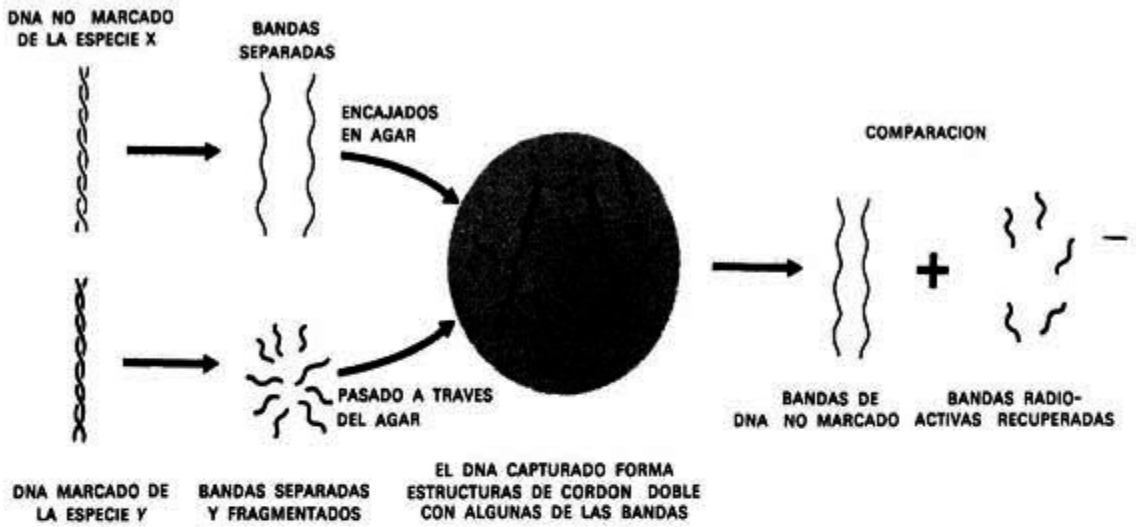


FIG. 17-8. Un diagrama que muestra como la comparación de las similitudes del DNA pueden establecer o confirmar las relaciones entre grupos diferentes de organismos. El DNA de la izquierda inferior ha sido marcado con un isótopo radioactivo. Midiendo la cantidad de radioactividad presente en el DNA recuperado, que se muestra a la derecha, se establece el grado de relación. Cuanto más DNA sea recuperado, más distante es la relación entre los dos grupos de organismos.

La comparación de los DNA ha confirmado muchas relaciones ya indicadas por investigaciones basadas en similitudes anatómicas o fisiológicas. El DNA de la bacteria *Escherichia coli* toma la mayoría del DNA marcado de otras bacterias, pero casi nada del de los vertebrados. El DNA de la rata atrapa más o menos un 75 % del DNA marcado del ratón, mientras que hay solamente un 60 % de combinación entre el DNA del ratón y el del hamster. El DNA humano muestra un 25 % de combinación con DNA de ratón y de cordero, pero solamente un 5 % con DNA de salmón.

17-6 DIAGRAMAS TAXONOMICOS

En el Apéndice 5 se encuentran diagramas taxonómicos tanto para el reino vegetal como para el reino animal. Al final de este capítulo se hace referencia a ellas para hacer algunos ejercicios. Estos diagramas no se hicieron para memorizarlos; el hacerlo tendría muy poco valor, y en realidad no valdría la pena emplear el tiempo que exige. Sin embargo, cuanto más se usen, mayor familiaridad se alcanza con los grupos taxonómicos.

Usar un diagrama taxonómico es como usar un diccionario. Nadie se sentaría y memorizaría un diccionario; la mayoría de las palabras aprendidas así no tendrán nunca un uso práctico —y además se olvidarían muy pronto. Sin embargo, el diccionario es una herramienta sumamente útil que se debe usar cuando se necesita.

Existen buenas posibilidades de que después que una palabra se haya buscado una o dos veces y se haya *utilizado,* no se necesite buscarla de nuevo. La utilidad de un diccionario está en entender el principio de acuerdo con el cual está organizado. Exactamente lo mismo puede decirse del uso de diagramas taxonómicos.

17-7 LA TAXONOMIA Y EL PROCESO DE LA CIENCIA

Debe tenerse la impresión de que muchos de los sistemas de clasificación utilizados por el biólogo son un poco arbitrarios. En realidad, sucede esto. El desarrollo de un sistema de clasificación presenta un aspecto bastante característico del trabajo científico: la construcción de modelos. Los modelos científicos, como los modelos de aeroplanos o los modelos de trenes, son construcciones artificiales que les permiten a las personas manejar varios aspectos de su experiencia de una manera conveniente. La mayoría de las personas no pueden tener el espacio o el dinero para comprar un aeroplano verdadero o una locomotora real. Sin embargo, un niño *puede* aprender algo sobre los principios de aerodinamica utilizando modelos de aviones, o sobre cómo enganchar o desenganchar líneas de los vagones de un ferrocarril con un modelo de un tren.

En general, los modelos científicos tienen dos propósitos. Uno es proveer una manera de organizar los datos observados. El segundo es proveer un punto de vista desde el cual se analice un grupo de observaciones o fenómenos y, por lo tanto, dar una dirección a la investigación futura. La mayoría de las hipótesis científicas son modelos limitados. Entre los modelos científicos más elaborados están el modelo planetario del átomo, la idea de que un organismo es un motor de combustión interna, o la idea de que todas las especies descienden de las modificaciones de un antepasado común.

Una característica de los modelos científicos es que nadie asegura que realmente representan la realidad. Son solamente arreglos artificiales de partes que proveen un medio de observar el mundo. Más aún, no hay garantía de que el modelo no sirva. Un niño, al jugar con un modelo de tren, puede aprender una gran cantidad de cosas sobre cómo el despachador del ferrocarril pasa los trenes de un riel a otro para enganchar los vagones apropiados a la locomotora correcta. Sin embargo, él capta rápidamente que hay algunos principios sobre el movimiento de los trenes que el modelo de tren eléctrico no puede indicar. Por ejemplo, puede aprender que el peso que un modelo de tren arrastra no es, bajo ningún punto, proporcional al peso que arrastra un tren de verdad. Por consiguiente, en cuanto al peso, el modelo no sirve. De una manera similar, un modelo científico a veces no sirve —puede ser que las observaciones o los fenómenos no estén de acuerdo con el modelo—. Cuando esto sucede, el científico debe construir un nuevo modelo para explicar la nueva información. Bajo estas circunstancias no siempre es necesario descartar el modelo viejo, porque aunque no sirva para todos los propósitos, todavía podría servir para algunos.

De aquí que el taxónomo, al organizar su sistema jerárquico de clasificación, está construyendo un modelo científico; entonces, él trata de imaginar cuán lejos lo llevará al tratarse de los animales y plantas que colecta. Si el esquema le permite

colocar la mayoría de los organismos en una categoría u otra, desde luego se dice que el modelo es adecuado. Hemos notado que la única unidad en la jerarquía que tiene alguna realidad en la naturaleza es la especie. Todas las categorías más altas son parte de un modelo de clasificación, un medio de manejar y organizar una multitud de grupos de especies. El presente sistema de clasificación parece brindar una base sólida que permite organizar la información sobre casi todas las especies de organismos. Es, por lo tanto, un modelo muy útil y satisfactorio.

17-8 CONCLUSION

En este capítulo nos hemos dedicado a ver cómo se aplican en el trabajo biológico los principios de clasificación. En particular, la atención se ha concentrado en el concepto de especie y en su importancia en el esquema de clasificación biológica. Se ha visto que es muy difícil desarrollar un concepto de especies que se aplique a todas las formas de organismos: plantas, animales y microorganismos. Sin embargo, al mismo tiempo se ha visto que las especies son una realidad en todos estos tipos de organismos.

El concepto moderno de especie está basado en un gran número de criterios diferentes, como son morfología, distribución geográfica, comportamiento en el pareamiento, características fisiológicas y bioquímicas. De aquí que se conozca como concepto multidimensional de la especie. Este concepto contrasta con las antiguas ideas de especie, que tienden a establecer los límites de la especie basándose en un solo criterio (generalmente morfológico).

La especie es una unidad biológica fundamental; cada especie se trata como una población de organismos que se intercruzan. Las categorías superiores, como Género, Orden, Familia, etc., representan agrupaciones de especies que se basan en las similitudes que encuentran los taxónomos, en lugar de tener como base la autoagrupación natural que muestran las especies.

EJERCICIOS

1. ¿Qué propósito tiene el proceso de clasificación en cualquier área de actividad humana? ¿Pueden ser arbitrarios los diagramas de clasificación? ¿Cuáles son los principales problemas que dificultan los esfuerzos de los biólogos al hacer una clasificación?
2. En este capítulo se ha discutido detenidamente cómo interpretan los biólogos el concepto de especie y cómo distinguen una especie de otra. ¿Por qué cree Ud. que los biólogos están tan interesados en la pregunta, «qué es una especie»?
3. ¿Qué se entiende por el término «nomenclatura binomial»? Dé un ejemplo de una especie biológica identificada de esta manera.
4. Describa el método general para hacer reconocer el nombre de una especie nueva.
5. ¿Cómo pueden ser los patrones de comportamiento un criterio útil para distinguir entre especies?
6. Dé dos ejemplos de técnicas bioquímicas que proporcionen una información valiosa para la taxonomía.

El suero antihumano se preparó en conejos con inyecciones periódicas de suero humano. Entonces, se inyectó el suero antihumano a un gran número de organismos y se registró la cantidad de precipitado, como se muestra en la tabla 17-1.*

TABLA 17-1

ORIGEN DEL SUERO	CANTIDAD DE PRECIPITADO EN COMPARACION CON LA DEL HOMBRE	
PRIMATES		
HOMBRE	100	
CHIMPANCE	130	(una pérdida del precipitado)
GORILA	64	
ORANGUTAN	42	
MANDRIL	42	
MANDRIL DE GUINEA	29	
MONO ARAÑA	29	
CARNIVOROS		
PERRO	3	
CHACAL	10	
OSO DEL HIMALAYA	8	
JINETA	3	
GATO	3	
TIGRE	2	
UNGULADOS		
BUEY	10	
OVEJA	10	
GAMO	7	
RENO	7	
CABRA	2	
CABALLO	2	
CERDO	0	
ROEDORES		
CONEJILLO DE INDIAS	0	
MARSUPIALES		
SEIS ESPECIES: CANGURO DE ROCAS Y CON GARRAS, CANGUROS, LOBO DE TASMANIA	0	

a) Con esta información, construya dos árboles de familias, una para los primates y otro de los carnívoros.

b) ¿Cuáles estarían más íntimamente relacionados con los carnívoros: los ungulados, los roedores, los insectívoros o los marsupiales?

c) ¿En qué principio químico se basa esta prueba con suero? ¿Qué indica la presencia de un precipitado?

* De G. Wald «Biochemical Evolution» en *Trends in Physiology and Biochemistry*, E.S.G. Barron, ed. (New York: Academic Press, 1952).

8. En los siguientes ejemplos, diga si cada palabra representa un Reino, Phylum, Clase, Orden, Familia, Género, especie o subespecie. Consulte el diagrama taxonómico (apéndice 5) o el texto del capítulo, si es necesario. *a*) Animalia, *b*) Plantas, *c*) Lycopodinae, *d*) *Rana pipiens*, *e*) *Rattus rattus rattus*, *f*) Equestinidae, *g*) *Bufo fowler*, *h*) *Felis marmorata*, *i*) Talpidae, *j*) *Sorex araneus castaneus*, *k*) Erinaceidae, *l*) *Erinaceus europaeus* L.*
9. El géreno de los gatos es *Felis*. ¿Cuál sería entonces, el nombre de la familia? Usando el diagrama taxonómico, clasifique los siguientes organismos *en una forma tan completa como pueda* utilizando la información que se da aquí y la que se da en el diagrama.
10. Animal con pelo, amamanta a su hijo y lo cuida durante los primeros períodos de su vida. Sus dientes incisivos frontales están adaptados para roer.
11. Una planta unicelular, con cloroplastos, vive la mayor parte del tiempo en la corteza de los árboles y se reproduce por fisión.
12. Un animal con piel escamosa, de sangre fría, su cría sale de un huevo que se deposita fuera del cuerpo.
13. Un árbol con raíces, tallos, hojas y flores. Tejidos vasculares en el tallo, organizados en una manera ordenada; el ciclo reproductivo involucra una verdadera semilla.
14. Una planta terrestre. Tejido vascular en el tallo; reproducción por esporos, exhibe metagénesis (alternación de generaciones).
15. Planta terrestre sin tejido vascular; exhibe metagénesis, con formación de esporos en la parte asexual del ciclo.
16. Planta terrestre con flores y semillas, partes de las flores organizadas en tres.
17. Planta acuática, con células organizadas en filamentos, aunque cada célula es capaz de existir independientemente. Se reproduce asexualmente por fisión. Exhibe conjugación.
18. Animal con piel espinosa, sangre fría, con corazón de dos cámaras. Todos acuáticos o marinos, y con esqueleto de cartílago.

LECTURAS SUGERIDAS

MAYR, ERNST, «Species Concepts and Definitions», en *The Species Concept* (Washington D.C.: AAAS Publication 50, 1957). Cubre detallada y completamente el concepto de especie como lo haría un especialista. El problema de «¿qué es especie?» se discute en relación a animales, plantas y microorganismos. Este trabajo es solamente para aquellos que estén especialmente interesados en este tópico.

SIBLEY, CHARLES G., « *The Comparative Morphology of Protein Molecules as Data for Classification* », in *Systematic Zoology* (parte de un simposio sobre «datos de clasificación»). Un artículo de revisión poco técnico sobre taxonomía bioquímica.

* La L. en este caso indica que Linnaeus describió la especie por primera vez. Si fue primero descrita por otro hombre que no sea Linnaeus, y la información es lo suficientemente útil para incluirse, el nombre del hombre se debe dar inmediatamente después de la especie o nombre de la subespecie, como en *Neomys fodiens bicolor* (Shaw) o *Corcidura cassiteridum* Hinton. (La presencia o ausencia de paréntesis también tiene significado, pero no es necesario llegar hasta allá en esta oportunidad.)

CAPITULO 18

RELACIONES ECOLOGICAS: COMPETENCIA POR ENERGIA

18-1 INTRODUCCION

Un biólogo del siglo XIX afirmó que «la gloria de Inglaterra» se debía a las solteronas. El biólogo hizo el siguiente reciocinio: los hombres británicos saludables se alimentaban con carne asada. El ganado del cual se obtenía la carne asada se alimentaba con trébol. A los tréboles los polinizaban las abejas. Los ratones destruían los nidos de las abejas. El número de ratones en cualquier área dependía del número de gatos. Puesto que las solteronas tenían los gatos, el número de solteronas determinaba finalmente cuánta carne se podía obtener.

A pesar de los ridículo que hoy pueda parecer este argumento, hace énfasis en un principio importante. Todos los organismos viven en la naturaleza en una interrelación íntima y delicadamente controlada con un gran número de organismos diferente. Todas las cosas vivientes en un área dada (un lago, un pequeño río, o aun continentes u océanos enteros) forman parte de una **comunidad biótica.** En una comunidad biótica la existencia de cada especie, lo mismo que de cada individuo, está gobernada hasta cierto punto por la presencia de todos los demás. La comunidad biótica se asemeja a una red, cuya estructura depende de cada uno de sus hilos. Si se rompe un solo hilo de la red, la estructura puede asumir un carácter completamente diferente La introducción del escarabajo japonés en América y de la liebre americana en Australia, ha tenido un afecto considerable sobre las comunidades bióticas de estos países. La introducción de organismos extraños como éstos, trae

a menudo el desastre. Sin enemigos naturales, el nuevo organismo se reproduce rápidamente y puede causar un gran daño. Por ejemplo, el gran número de liebres en Australia, sacrificó la vegetación.

Esto, a su vez, afectó una gran variedad de otros organismos que se alimentaban de la vegetación. La historia natural de muchas partes de Australia se ha alterado temporal o aun permanentemente por el aumento no controlado de liebres después de su introducción en el último siglo.

El estudio de las múltiples relaciones entre organismos y su medio se conoce como **ecología.** El ambiente de cualquier organismo tiene dos aspectos principales: **el ambiente físico** y **el ambiente biótico.** El ambiente físico incluye la presencia o ausencia de minerales, la cantidad de luz o de humedad, la temperatura y el pH. Por otra parte, el ambiente biótico incluye todas las variedades de organismos vivientes con los cuales está en contacto un animal o una planta.

Los organismos en una comunidad biótica dependen el uno del otro en una forma directa o indirecta para su existencia diaria. Pero a pesar de depender el uno del otro, los organismos también compiten por los posibles recursos en el ambiente te. Hay competencia por alimentos, por minerales, y por abastecimientos de agua, luz y territorio. En resumen, y para sintetizar, hay competencia por la energía. Para que un organismo se mantenga a sí mismo y se reproduzca, se necesita una fuente constante de energía. Esta energía proviene finalmente del ambiente. Cuando las plantas compiten por luz solar, en realidad compiten por la energía radiante. Cuando los animales compiten por alimento, están compitiendo solamente por una fuente de energía. Una de las características más importantes de esta competencia es que la cantidad total de energía aprovechable está limitada. Por ejemplo, los pájaros que se alimentan de semillas pueden crecer y reproducirse solamente mientras que haya semillas (es decir, una fuente de energía). La dependencia de los organismos en una provisión limitada de alimentos, es uno de los más importantes principios que deben tenerse en cuenta para entender cómo se desarrollan y mantienen las relaciones ecológicas.

18-2 NICHOS ECOLOGICOS, HABITATS Y ECOSISTEMA

Los conceptos de **nicho ecológico, habitat** o **habitación** y **ecosistema** son muy útiles para describir las diversas relaciones entre los organismos.

Habitat es el lugar de la comunidad biótica en el cual vive un organismo. El término se puede referir a un área tan grande como un océano o un desierto, o tan pequeña como la superficie inferior de la hoja de un lirio o el intestino de una hormiga blanca. Los ecólogos hablan a veces de habitat como «la dirección» de un organismo dentro de la comunidad.

El nicho ecológico ocupado por un organismo es menos fácil de especificar que la habitación. El término nicho se refiere al papel que juega un organismo dentro de la comunidad biótica. ¿A qué organismo sirve como alimento, de qué organismo se alimenta? ¿Qué minerales extrae del ambiente? ¿Qué minerales devuelve al ambiente?

¿Es el organismo primariamente un productor, por ejemplo, una planta verde,

o un consumidor, por ejemplo, un animal? Las respuestas a estas preguntas ayudan a establecer el nicho exacto que ocupa un organismo. Así como se dice que el habitat de un organismo es su dirección dentro de la comunidad, el nicho ecológico se podría comparar con su «profesión». A diferencia de su habitación, el nicho de un organismo incluye todos los factores físicos, químicos y bióticos que el organismo necesita para mantenerse a sí mismo y para reproducirse.

Los organismos pueden vivir juntos en la misma habitación general y tener, a a pesar de esto, diferentes nichos ecológicos. Por ejemplo, los pozos dejados en la costa por las mareas tienen una gran variedad de organismos: estrellas de mar y anémonas de mar (animales), y «algas marinas» y pequeñas algas filamentosas (plantas), todas las cuales tienen más o menos la misma habitación. Sin embargo, dentro de cada pozo las algas sirven como productores, pues elaboran carbohidratos utilizando la energía del sol. Los animales sirven como consumidores, éstos se alimentan de pequeños animales, los que, a su vez, se alimentan de las plantas. Las algas ocupan un nicho ecológico diferente del de la estrella de mar o del de las anémonas de mar.

Se pueden dar ejemplos aún más específicos de este fenómeno. Es posible observar una gran variedad de insectos acuáticos en las aguas bajas a lo largo de las orillas de un lago; todos ellos tienen la misma habitación. Algunos de ellos, tales como el *Notonecta*, es muy voraz, alimentándose de animales más pequeños. Otros *Notonecta*, del género *Corixa*, sirven como descomponedores, alimentándose de material muerto o en descomposición. Ambos organismos tienen el mismo habitat. Sin embargo, sus nichos ecológicos dentro de esa habitación, son muy diferentes.

Cada ambiente ofrece un gran número de nichos y de habitats. En realidad, el ambiente de dos organismos cualesquiera nunca es exactamente el mismo, aunque tienda a ser similar para miembros de especies dadas. Hemos visto que aunque dos especies en una comunidad dada pueden ocupar, en términos generales, el mismo habitat, no pueden ocupar el mismo nicho por mucho tiempo. Ocupar el mismo nicho significa competir en casi todos los niveles de existencia. Esta competencia generalmente trae consigo la supervivencia de una especie y la extinción de otra.

El término ecosistema se refiere a la suma total de factores físicos y biológicos que operan en cualquier área. Un ecosistema es una unidad autosuficiente. Los ecosistemas pueden ser muy pequeños (por ejemplo, un lago de agua dulce), o muy grandes (como el desierto de Sahara o el Océano Indico). En un ecosistema hay un cambio cíclico de materiales y de energía entre los seres vivos y el ambiente. Los minerales, el nitrógeno, los compuestos de carbono y el agua, materiales necesarios para los seres vivientes forman un ciclo continuo a través del sistema. Ningún material se acaba si el sistema está balanceado. La única necesidad del ecosistema es una fuente constante de energía. Desde luego, esta fuente de energía es, en último caso, la luz solar, capturada por las plantas verdes durante el proceso de fotosíntesis.

Un ecosistema generalizado se muestra en la Fig. 18-1. Los organismos vivientes de cualquier ecosistema se pueden dividir en tres grupos: **productores, consumidores** y **descomponedores.** Los organismos productores son los que, como las plantas verdes, pueden elaborar sustancias alimenticias a partir de compuestos simples, como agua y anhídrido carbónico. Las plantas son los organismos produc-

tores primarios en un ecosistema. Son los únicos organismos que pueden utilizar la energía de la luz solar para poner a funcionar los procesos productores de alimentos.

Los organismos consumidores son aquellos que se alimentan directamente de otros organismos. Todos los animales están dentro de esta categoría. Los animales que se alimentan de plantas se llaman **herbívoros.** Los herbívoros se pueden considerar **consumidores primarios.** En otras palabras, ellos se alimentan *directamente* de organismos productores. Los animales que se alimentan principalmente de otros animales se llaman **carnívoros.** Los carnívoros son **consumidores secundarios** o **terciarios,** según el tipo de organismos con los que se alimentan. La alfalfa que crece en un campo representa un productor. Las vacas, que se alimentan de la alfalfa son consumidores primarios. El hombre que se alimenta de los animales es, a su vez, consumidor secundario.

FIG. 18-1. Representación esquemática de un ecosistema generalizado. Todos los materiales en un ecosistema como este, pasan constantemente de un organismo a otro. Pero finalmente vuelven al ambiente. Sin embargo, para mantener el sistema en operación, la energía se debe suministrar constantemente desde fuera. La fuente última de energía para todos los ecosistemas de la tierra es la luz solar.

¿Qué les sucede a los materiales que entran a los cuerpos de los organismos consumidores? ¿Se pierden estos materiales del ecosistema? Sí, pero sólo temporalmente. Los animales, por medio de la eliminación de sus productos de desecho, devuelven continuamente las diversas sustancias al ambiente. Más aún, cuando muere un animal o una planta, los organismos descomponedores—bacterias y varios otros descomponedores—atacan el material dentro del cuerpo. Estos organismos rompen las proteínas complejas, las grasas y ácidos nucleicos del organismo muerto y liberan muchos de sus componentes, que van de nuevo al ambiente. Al mismo tiempo, los descomponedores obtienen su propio alimento. Los organismos descomponedores ocupan, de este modo, un nicho sumamente importante dentro de un ecosistema. La actividad metabólica de los descomponedores impide que los materiales orgánicos vitales permanezcan encerrados dentro de los cuerpos de los organismos muertos.

Considérese un ejemplo de un ecosistema típico, un lago de agua dulce (Fig. 18-2).

La radiación solar es la fuerza impulsora que mantiene funcionando a cualquier sistema. Los productores, es decir, las plantas acuáticas con raíces y las algas flotantes libres toman esta energía.

Los organismos pequeños se alimentan de algas, y éstos son a su vez, el alimento de formas superiores. Estas formas superiores, si no tienen enemigos naturales, finalmente mueren y entran a actuar sobre ellas los organismos descomponedores, que rompen las grandes moléculas orgánicas tomando las sustancias que necesitan. El resto se devuelve al agua. Como resultado, se devuelven todos los materiales que las plantas toman del agua durante su metabolismo normal. Además de producir carbohidratos, las plantas sintetizan a menudo compuestos complejos que los animales son incapaces de producir por sí mismos. En esta forma los consumidores no solamente obtienen de los productores una fuente de energía, sino también muchas de las sustancias esenciales para su propio crecimiento y desarrollo.

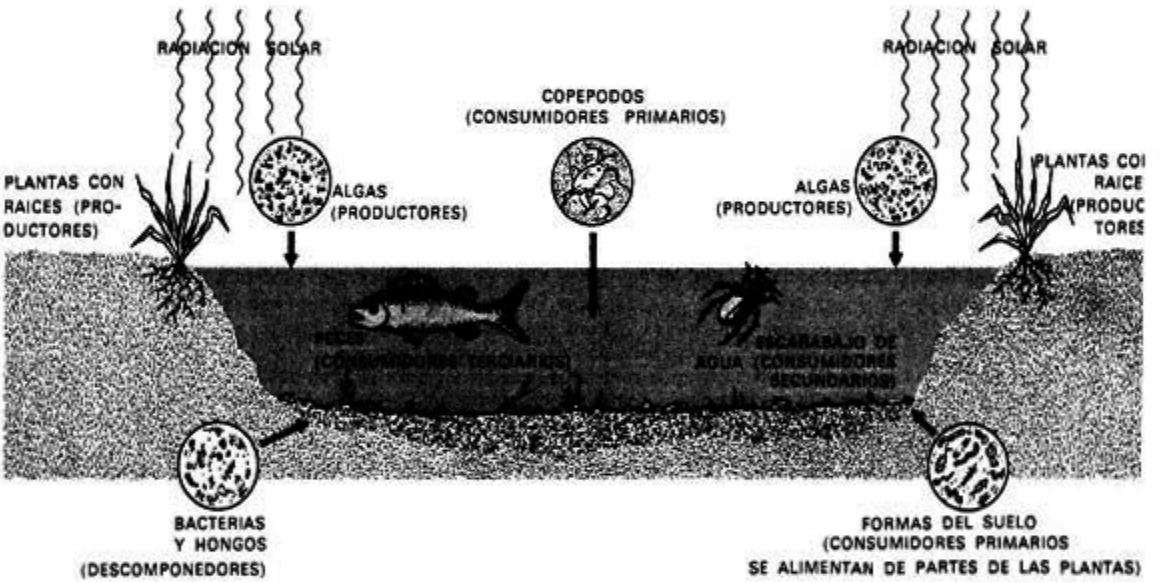


FIG. 18-2. Diagrama de un lago de agua dulce, indicando un ecosistema. Todos los organismos de un ecosistema son productores o consumidores. La energía de la radiación solar es la fuerza que impulsa y que mantiene funcionando el sistema. Los productores capturan esta energía. Estos pueden ser algas sencillas en el agua, o plantas con raíces a lo largo de la costa. Los organismos como los crustáceos copépodos se alimentan directamente de algas. Por consiguiente, funcionan como consumidores primarios. Los copépodos, a su vez, sirven como alimento para insectos acuáticos, como el escarabajo submarino o el escarabajo de agua. Los escarabajos son por lo tanto, consumidores secundarios. Los peces más grandes del lago, como la lobina, se alimentan de muchos insectos acuáticos. Como consecuencia, los peces se consideran consumidores terciarios.

En un ecosistema hay competencia en todos los niveles. En un lago, las algas en la superficie del agua o plantas alrededor de la costa compiten por energía solar disponible y por los nutrientes minerales en el agua. Los copépodos compiten por las algas disponibles, mientras que los escarabajos de agua compiten por los copépodos disponibles. Los peces, a su vez, compiten por los escarabajos de agua, y así sucesivamente. Todas las formas de competencia constituyen simples métodos de obtener una fuente de energía.

18-3 LA CADENA ALIMENTICIA

El flujo de materiales en un ecosistema es el resultado de la relación presa-depredador. Todos los animales son depredadores, ya sea en animales o en plantas. Un depredador es un organismo que se alimenta directamente de otro organismo. Por definición, la mayoría de las plantas son presas, pero no depredadores.* En cualquier ecosistema, cada organismo sirve ya sea de presa o de depredador. En la mayoría de los casos, un organismo es *tanto* presa *como* depredador, por ejemplo, el escarabajo de agua que se muestra en la Fig. 18-2.

Las relaciones presa-depredador establecen una larga cadena de eventos. Esta cadena comienza con los consumidores primarios y termina con los consumidores terciarios o cuaternarios. Una relación presa-depredador en cualquier ecosistema es una relación establecida, permanente.

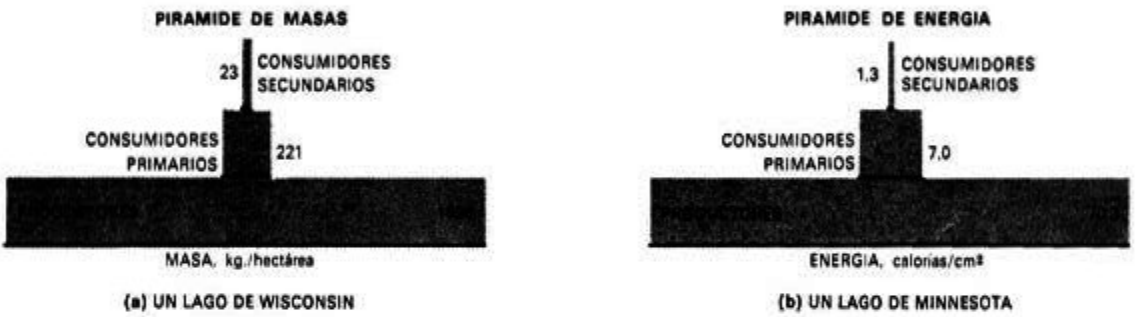


FIG. 18-3. (a) Una pirámide de masa y (b) una pirámide de energía. En la pirámide de masa se muestra que la cantidad total de material disminuye en cada paso a lo largo de una cadena alimenticia. La pirámide de energía indica conclusiones similares sobre la cantidad de energía utilizable en cada paso a lo largo de la cadena alimenticia. Se necesita una gran cantidad tanto de materia como de energía de los productores primarios para sostener consumidores de un nivel más alto en la cadena alimenticia. (Datos tomados de G. G. Simpson, C. S. Pittendrigh y L. H. Tiffany, *Life: An Introduction to Biology*. New York: Harcourt, Brace & World, Inc., 1957, p. 622.)

Se describe una **cadena alimenticia** como el paso de materiales desde los productores a través de los consumidores primarios, secundarios, terciarios y cuaternarios. Como cualquier otra cadena, tiene un principio y un fin. El principio es siempre con plantas que son los productores. El final se describe generalmente como un organismo que no es presa de una forma superior. Este eslabón final en una cadena alimenticia está sujeto a la acción de organismos parásitos o descomponedores.

Una cadena alimenticia se puede construir con la forma de una «pirámide alimenticia». Esta se puede considerar como una pirámide de masa o una pirámide de energía. Ambas se muestran en la Fig. 18-3. La pirámide de masa que se muestra, es la de un lago en Wisconsin. Muestra la cantidad de masa, expresada en kilogramos por hectárea (un área equivalente a unos 2,5 acres) relacionada con cada nivel de la cadena alimenticia. La masa de plantas productoras es 1.696 kg. Nótese que la masa de los consumidores primarios es solamente 221 kg., mientras que la de los consumidores secundarios es de 23 kg. Esto significa que en un área del lago equivalente a 2,5 acres (1.696 kg. de vida vegetal mantendrá solamente 221 kg. de

* A excepción de las plantas insectívoras, como la Venus atrapamoscas.

consumidores primarios, como, por ejemplo, los copépodos. A su vez, los copépodos servirán para sostener solamente 23 kg. de consumidores secundarios, peces por ejemplo. En cada paso a lo largo de esta cadena hay una gran pérdida de energía utilizable. Sin tener en cuenta el paso intermedio, podemos decir que se necesitan 1.696 kg. de plantas para sostener 23 kg. de peces. Esto representa una transferencia de energía con una eficiencia de más o menos 1,3 %.

Una pirámide de energía (Fig. 18-3) muestra más o menos el mismo patrón. En este caso, se está midiendo la cantidad total de energía potencial contenida en el organismo perteneciente a cualquier nivel en la cadena alimenticia. En el lago de Minnesota de la Fig. 18-3 b), la energía total de los productores (expresada como calorías por cm.^{2}) es 70,3. La energía total de los consumidores primarios es de 7,0 y la de los consumidores secundarios es más o menos 1,3. Cada paso a lo largo de la cadena es capaz de utilizar menos del 20 % de la energía total presente en el paso anterior. Ahora se puede ver por qué debe limitarse el número de eslabones en cualquier cadena alimenticia.

¿Por qué cada paso a lo largo de la cadena alimenticia extrae solamente una fracción de la energía potencial total del paso anterior? El descenso de la energía presente a lo largo de una cadena alimenticia está de acuerdo con la primera y la segunda ley de termodinámica. La primera ley establece que la energía no puede ser creada ni destruida en una reacción química ordinaria, sino que solamente cambia de forma. No se pierde ninguna energía en el universo. Sin embargo, la segunda ley establece que la cantidad total de energía *utilizable* en cualquier sistema tiende a disminuir con el tiempo. Es decir, que no hay una transformación de energía con una eficiencia de un 100 %. En cualquier transformación algo de la energía siempre se convierte en calor.

Por lo tanto, debemos imaginar que una cadena alimenticia envuelve una serie de conversiones de energía. Con cada transformación de energía de presa a depredador a lo largo de la cadena alimenticia, hay una pérdida de energía utilizable. Por ejemplo, cuando el ganado come pasto, gran cantidad del pasto consumido no contribuye al alimento del ganado. Una gran porción no se digiere, y se devuelve al ambiente en forma de heces fecales. Además, el ganado debe moverse, reproducirse, llevar a cabo muchas otras actividades; esto significa que gran porción del contenido de carbohidratos en el pasto se gasta en estas funciones. Solamente una pequeña cantidad se transforma en realidad en las partes estructurales del animal con las cuales se alimentará más tarde el hombre. Esta falta de eficiencia es una indicación de por qué la competencia por la energía es a veces tan severa entre muchos grupos de organismos. Esto es especialmente cierto si todos ellos ocupan más o menos el mismo nivel de consumidores en la cadena alimenticia.

De esta discusión sobre cadenas alimenticias emergen tres importantes principios. Primero, se puede ver que para que cualquier cadena alimenticia sea completa y se pueda contener a sí misma, siempre se debe contemplar la fotosíntesis al principio y la descomposición al final. De aquí que en una forma general, una cadena alimenticia se puede representar así:

ORGANISMOS FOTOSINTETICO → HERBIVOROS → CARNIVOROS → ORGANISMOS DESCOMPONEDORES.

La energía debe suministrarse constantemente desde fuera para mantener en operación la cadena alimenticia. Segundo: se puede ver que cuanto más corta sea la cadena alimenticia, más eficaz será. Mientras más pasos haya en la cadena, más energía se perderá. Tercero: puede verse además que el tamaño de cualquier población se determina al fin y al cabo por el número de pasos de la cadena alimenticia. Al disminuir la energía utilizable en cada paso a lo largo de la cadena, hay muy poca energía para ofrecer a una población de consumidores cuaternarios. El tamaño de una población de consumidores cuaternarios es menor que el de los consumidores terciarios; una población de consumidores terciarios es menor que la de los consumidores secundarios, y así sucesivamente.

18-4 LA UTILIZACION CICLICA DE MATERIALES

Un ecosistema necesita una entrada constante de energía si debe operar durante un tiempo largo. Como hemos visto, esta energía se atrapa durante la elaboración de alimentos en las plantas verdes. Se libera de nuevo durante el metabolismo tanto de plantas como de animales. Sin embargo, la *materia* (es decir, los átomos y las moléculas) relacionados con un ecosistema, *no* tiene que estar continuamente reabastecida del exterior. Los elementos químicos que forman los organismos vivos circulan constantemente dentro de un ecosistema. Muchos de estos ciclos, tan importantes para el mantenimiento de la vida, pueden seguir en la naturaleza.

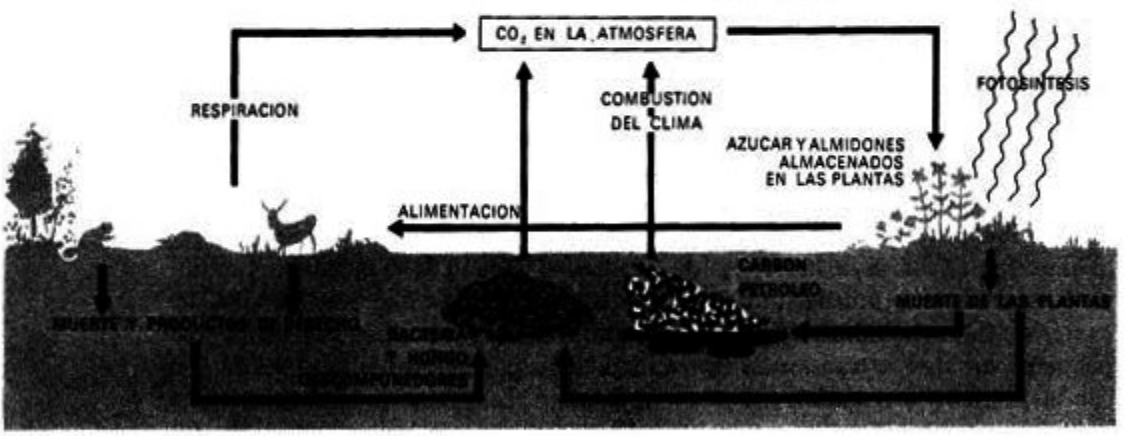


FIG. 18-4. El ciclo del carbono.

El ciclo del carbono. Casi todos los compuestos relacionados con la actividad metabólica de los seres vivos contienen el elemento carbono. La presencia de este elemento en el ambiente es, por lo tanto, un factor crucial en el sostenimiento de los animales y de las plantas. Por consiguiente, la existencia continuada de cualquier ecosistema exige que el carbón «encerrado» dentro de los organismos sea finalmente devuelto al ambiente. En esta forma, puede ser utilizado pór otro organismo en su actividad metabólica. Los átomos de carbono pasan entonces de uno a otro en el ciclo del carbono.

En la figura 18-4 se representa el ciclo del carbono. Comencemos con el anhídrido carbónico libre en la atmósfera. El nivel de anhídrido carbónico atmosférico lo mantienen los animales y las plantas. Ambos liberan este gas como un producto final de la respiración, que es el proceso de liberación de energía. Además de liberar anhídrido carbónico, las plantas tienen la habilidad de utilizar el anhídrido carbónico en la elaboración de carbohidratos.

Los carbohidratos en el material vegetal pueden seguir varias vías. Si un animal se come una planta, los carbohidratos son quemados en el tejido animal para producir energía y liberar anhídrido carbónico que va de nuevo a la atmósfera. Parte del carbono puede pasar, en forma de producto de desecho, del metabolismo animal a la orina o a las materias fecales. Los organismos descomponedores actúan sobre el carbono de estos productos de desecho, lo mismo que sobre el que es parte del material del animal muerto. Un producto final de estos procesos de descomposición es el anhídrido carbónico, el cual se libera de nuevo a la atmósfera.

Por otra parte, las plantas simplemente pueden morir, y las bacterias y hongos descomponedores pueden actuar directamente sobre sus sustancias orgánicas (carbohidratos, grasas, proteínas, ácidos nucleicos, vitaminas, etc.). Sin embargo, algunas veces, los materiales vegetales pueden sufrir un proceso completamente diferente después de su muerte. Cuando se depositan en el fondo de los lagos, en forma de capas, cubiertas con barro u otros desperdicios orgánicos, y sufren grandes presiones, las partes de la planta pueden transformarse en carbón. Este proceso necesita largos períodos de tiempo, y normalmente ocurre menos frecuentemente que la descomposición por bacterias. El carbono encerrado en el carbón se saca del ecosistema en un período de tiempo largo. Sin embargo, a su vez, se devuelve a la atmósfera como anhídrido carbónico, ya sea al quemarlo o por efecto del clima.

De cualquier forma, el carbono que las plantas toman de la atmósfera durante la fotosíntesis finalmente se devuelve. A través del tiempo, un solo átomo de carbono en un ecosistema particular puede existir en una variedad de compuestos y en una variedad de diferentes organismos.

El ciclo del nitrógeno. El elemento nitrógeno no es menos esencial que el carbono para la vida. En los organismos, el nitrógeno se encuentra sobre todo en los aminoácidos y en las proteínas. Puesto que estas molécuas son constantemente construidas y descompuestas en la actividad metabólica normal, es esencial que haya nuevas fuentes de nitrógeno siempre presentes en un organismo. En su ciclo, el nitrógeno va del ambiente al organismo y de éste de nuevo al ambiente por uno de los muchos caminos (Fig. 18-5). Hay cuatro tipos de bacterias esenciales en el ciclo del nitrógeno. Antes de considerar detenidamente el ciclo completo, será de gran ayuda examinar la naturaleza específica de cada una de estas bacterias.

1) *Bacterias fijadoras de nitrógeno.* Estas bacterias viven en el suelo y en las raíces de las **plantas leguminosas** (es decir, plantas cuyas semillas están en las ramas como, por ejemplo, los fríjoles o los guisantes), en pequeños abultamientos conocidos como **nódulos.** Las bacterias fijadoras de nitrógeno tienen el poder de tomar nitrógeno como gas libre de la atmósfera y convertirlo en **nitratos** solubles (es decir, compuestos que contienen NO_3, como, por ejemplo, nitrato de potasio KNO_3). Puesto que los nitratos son solubles, se pueden tomar a través de las raíces de las

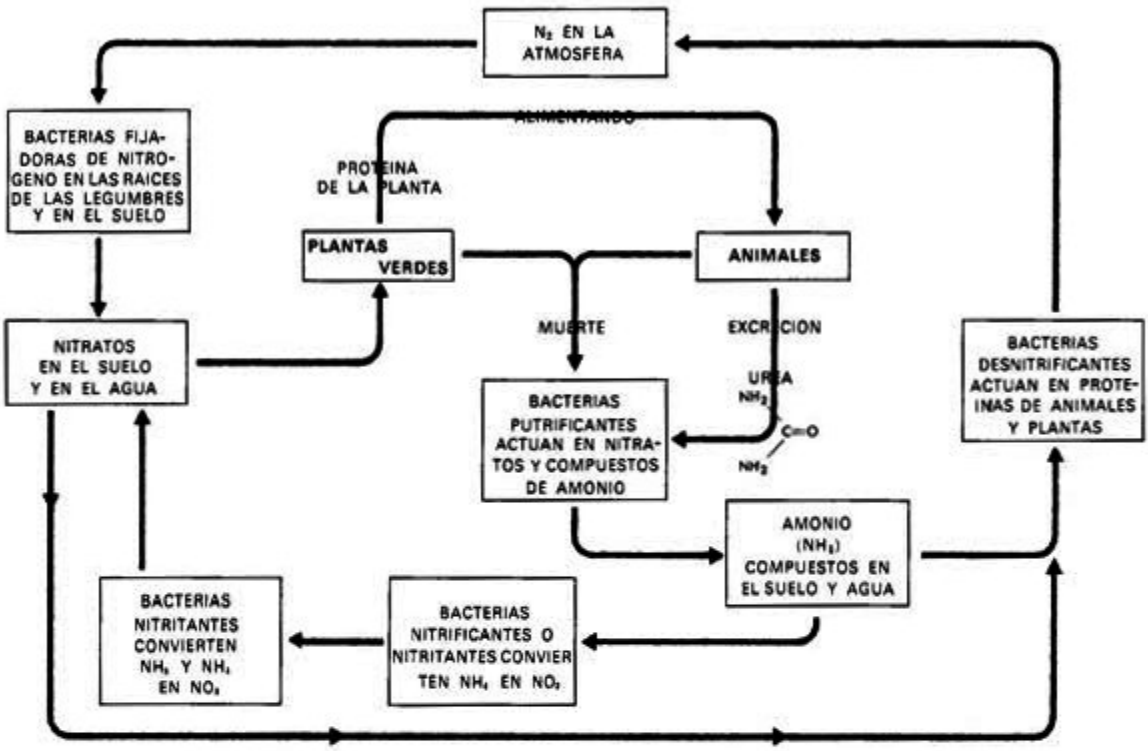


FIG. 18-5. El ciclo del nitrógeno.

plantas superiores. Las bacterias fijadoras de nitrógeno y algunos tipos de algas están entre los pocos organimos que pueden utilizar el nitrógeno atmosférico.

2) *Bacterias putrificantes.* Estas bacterias se encuentran sobre todo en el suelo y en el barro, en el fondo de los lagos, ríos y océanos. Las bacterias putrificantes rompen las proteínas de animales y plantas, convirtiéndolas en compuestos de amonio (por ejemplo, $(NH_4)_3\ PO_4$ fosfato de amonio). Estas son liberadas en el suelo o en el agua en donde otros tipos de bacteria pueden entrar a actuar sobre ellas.

3) *Nitritobacterias.* Estas bacterias actúan sobre compuestos de amonio como son los producidos por los procesos de putrefacción ya discutidos. A través de varios procesos químicos, estos compuestos se convierten en **nitritos,** es decir, moléculas que contienen NO_2. Lo mismo que los nitratos, los nitritos también son solubles.

4) *Bacterias nitratantes.* Esta forma de bacteria es capaz de convertir los nitritos, producidos por las nitritobacterias, en nitratos. Las bacterias nitratantes y las bacterias fijadoras de nitrógeno producen la misma sustancia (nitratos) actuando sobre diferentes productos primarios.

5) *Bacterias desnitrificantes.* Este tipo de bacterias convierte nitratos o compuestos de amonio en nitrógeno molecular (N_2). Las bacterias desnitrificantes sirven, pues, como un medio de devolver el nitrógeno molecular a la atmósfera.

Veamos cómo se juntan todos estos componentes para formar un ciclo completo del nitrógeno. Por conveniencia, se debe comenzar de nuevo con la atmósfera. El nitrógeno molecular forma más o menos el 78 % (por volumen) de la atmósfera terrestre. Sin embargo, ni los animales ni las plantas verdes utilizan nitrógeno en esta forma. Se debe convertir antes en nitratos solubles. Esto lo llevan a cabo, en gran parte, las bacterias fijadoras de nitrógeno en las raíces de las plantas leguminosas. Los nitratos que se producen allí pasan al suelo y son absorbidos por las raíces de las plantas. Una vez dentro de las plantas, los nitratos se pueden convertir en aminoácidos que son, a su vez, los bloques para construir proteínas. De esta manera, el nitrógeno atmosférico se incorpora en las proteínas. Desde luego, se puede convertir también en proteína bacterial sin pasar a las plantas verdes.

Ahora, el nitrógeno en las proteínas de las plantas puede tomar dos caminos diferentes. Si un animal se come la planta, la proteína se rompe y se reconstituye como proteína animal. En los animales superiores, la ruptura de las proteínas produce compuestos que, como la urea, contienen nitrógeno. Las formas de animales inferiores excretan el exceso de nitrógeno en otras formas, algunas veces como amoníaco (NH_3) o como un compuesto conocido como ácido úrico. De cualquier manera, las nitritobacterias o las putrificantes actúan sobre los desperdicios nitrogenados. El resultado final es que los desperdicios nitrogenados se devuelven al ciclo ya sea como nitratos (si sobre ellos actúan las bacterias nitratantes) o como nitrógeno molecular (si actúan las bacterias desnitrificantes).

Si, por otra parte, la planta muere, las bacterias putrificantes (es decir, las bacterias de los desperdicios), pueden actuar sobre las proteínas. Esto convierte las proteínas en diversos compuestos de amonio, lo mismo que en algunos productos de desecho no nitrogenados. Los compuestos de amonio así producidos pueden ser atacados por otros dos tipos de bacterias. Pueden ser convertidos en nitrógeno atmosférico por la acción de las bacterias desnitrificantes, o pueden ser convertidos en nitratos por nitritobacterias. Cualquiera de estos dos procesos ocurren en el suelo o en el agua, a medida que las bacterias actúan sobre los compuestos de amonio liberados por las bacterias de putrefacción. El nitrógeno tomado de las plantas verdes por los animales herbívoros puede volver al ambiente cuando el animal muere. En este caso, las bacterias putrificantes son de nuevo los agentes que convierten las proteínas en amonio.

El ciclo del nitrógeno envuelve un gran número de organismos y una variedad de rutas. No se trata de un solo ciclo de nitrógeno; es un grupo de ciclos, interactuando todos, el uno con el otro. Finalmente, esto asegura el que ningún átomo de nitrógeno se retire permanentemente de la circulación.

El ciclo del nitrógeno ilustra el hecho de que los animales no son necesarios para la buena operación de un ecosistema. Son esenciales solamente las plantas verdes y las bacterias. Las bacterias se necesitan porque pueden utilizar el nitrógeno de la atmósfera. Las plantas se necesitan porque pueden utilizar la luz del sol para sintetizar los compuestos orgánicos, los cuales, al descomponerse, proveen la fuente de energía para la bacteria. Puesto que los animales solamente entran en el esquema como consumidores al comerse las plantas, el ciclo del nitrógeno, lo mismo que el ciclo del carbono, pueden operar perfectamente bien sin ellos.

El ciclo del agua. La mayor parte del agua sobre la tierra está localizada en el océano. Esta agua se evapora constantemente por el calor del sol y pasa a formar vapor de agua en la atmósfera. Allí se condensa en nubes, y finalmente vuelve a la superficie de la tierra en la forma de lluvia, nieve, escarcha o granizo. El agua que cae en esta forma, corre en riachuelos o ríos, encontrando finalmente su camino de vuelta hacia el océano. Este patrón se conoce como el ciclo del agua. La existencia de organismos vivientes depende de una provisión relativamente grande y continua de agua. Por lo tanto, las plantas y los animales entran en el ciclo del agua en varios puntos. Un diagrama del ciclo del agua se presenta en la figura 18-6.

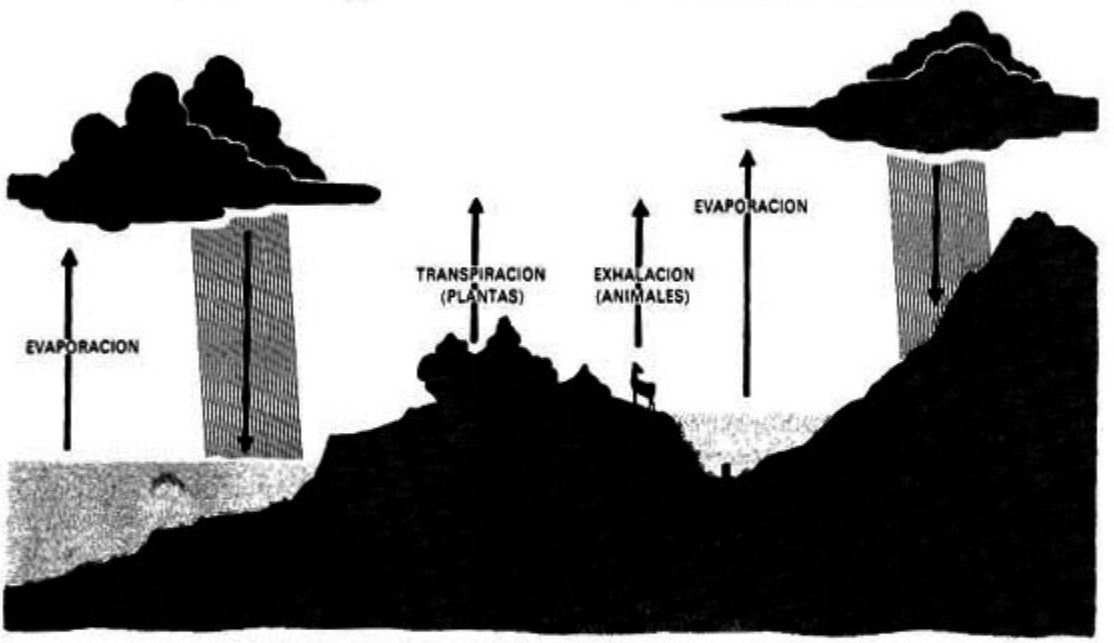


FIG. 18-6. El ciclo del agua. En este diagrama es posible ver el gran número de vías mediante las cuales el agua vuelve a la atmósfera, una vez que alcanza la superficie de la tierra. La repetición constante del ciclo del agua es esencial para el mantenimiento de la vida en un ecosistema.

Las raíces de las plantas toman el agua que penetra en la tierra después de una lluvia. Pasa a lo largo del tallo hacia las hojas. Aquí se puede utilizar para el proceso de fotosíntesis. El agua puede también pasar de nuevo hacia la atmósfera, por la evaporación en las hojas, mediante el proceso conocido como transpiración. Los animales que se alimentan de las plantas incluyen en su cuerpo parte del agua que tienen estas plantas. Esta agua puede volver al ambiente por excreción (la mayor parte de orina de los mamíferos es agua con cantidades variables de urea disuelta en ella) o por la respiración. Uno de los productos de este último proceso es el agua. Los organismos liberan el agua en sus productos de desecho, como vapor de agua durante la exhalación en la respiración, o por muchas otras vías.

Los ciclos que hemos discutido no son los únicos que se pueden encontrar en la naturaleza, pero sí sirven, entre otras cosas, para mostrar las relaciones intrincadas que existen entre una amplia variedad de organismos. Cada tipo de organismos en

un ecosistema necesita muchas sustancias; carbono, nitrógeno y agua, son solamente tres de las más importantes. Para la fuente de estas sustancias, cada tipo de organismo ha llegado a depender de la actividad de uno o de todos los demás. Las plantas y, por lo tanto, los animales, dependen completamente de las bacterias que fijan nitrógeno para convertir nitrógeno atmosférico en nitratos solubles. A su vez, las bacterias fijadoras de nitrógeno dependen de las bacterias desnitrificantes para devolver el nitrógeno a la atmósfera en la forma de N_2. Este tipo de interdependencia es parte de lo que se conoce con el término de «telaraña de la vida». Es característico de todos los ecosistemas.

18-5 EL CRECIMIENTO Y LA REGULACION DE LAS POBLACIONES

Cada tipo de organismo tiene un **potencial biótico.** El potencial biótico es el poder inherente de una población para aumentar en número, bajo condiciones ideales del ambiente. Bajo tales condiciones, algunos tipos de organismos producen muchos más descendientes que otros. La liebre americana, por ejemplo, tiene un potencial biótico alto. Se reproduce muy rápidamente bajo condiciones favorables. Por otra parte, las poblaciones de grullas tienen un potencial biótico bajo. Producen solamente uno o dos descendientes por padre cada dos años.

La **resistencia del ambiente** que encuentra cualquier población está en oposición a los efectos del potencial biótico. La resistencia del ambiente comprende todos aquellos factores con los cuales el ambiente tiende a evitar que una población de organismos se multiplique a una velocidad limitación; por ejemplo, limitación de alimentos, competencia con otros organismos, depredación o efectos del clima.

La resistencia del ambiente se puede medir como la diferencia entre la velocidad teórica de crecimiento de una población bajo condiciones ideales y la velocidad de crecimiento observada en la naturaleza. Por ejemplo, ¡bajo condiciones óptimas, un hombre y una mujer pueden dar origen a 200 mil descendientes en un siglo, y un solo par de moscas de la fruta pueden dar 3.368×10^{52} descendientes en un año!*. El hecho de que ni los hombres ni la población de las moscas de la fruta crezcan a esta velocidad es el resultado de resistencia del ambiente.

Uno de los problemas más importantes en cualquier ecosistema es el del mantenimiento de un número bastante constante de cada tipo de organismos. Es lógico que un ecosistema no puede funcionar apropiadamente si el número de cualquier organismo aumenta demasiado. ¿Cómo se controlan las poblaciones de organismos dentro de un ecosistema? ¿Cuáles son los mecanismos construidos dentro de la misma estructura por medio de los cuales se mantiene un número constante de cualquier tipo de animales o de plantas?

Los factores de resistencia del ambiente que se han discutido son uno de los mayores frenos en el tamaño de una población. Si una población de organismos se introduce en un territorio nuevo en donde las condiciones del ambiente son favorables, la población crece rápidamente. No es que se aumente la velocidad de reproducción

* Cálculos de C.A. Villee, *Biology* (Philadelphia: W.B. Saunders, 1957, p. 577).

de un par de individuos, sino que puede sobrevivir un número mayor de descendientes. La Fig. 18-7 muestra dos posibles curvas de crecimiento de población. La curva sólida muestra el crecimiento real de la población como se observa en la naturaleza, y la línea punteada indica la forma que seguiría la curva si no existiera la resistencia del ambiente.

A medida que el número de organismos aumenta, la resistencia del ambiente empieza a aumentar proporcionalmente. La competencia por alimento entre los miembros de la misma población, lo mismo que un descenso en la cantidad de alimento por organismo, reduce el número de descendientes que sobreviven. La curva de crecimiento principia entonces a nivelarse. La línea horizontal que se extiende a lo largo de la parte superior de la gráfica representa el número máximo de organismos que puede mantener el ambiente. En otras palabras, representa el número máximo de cupos en un determinado nicho. A medida que el número real de organismos en la población se aproxima a este límite máximo, la resistencia del ambiente se hace mayor. Cuando la curva se nivela y se mantiene alrededor del valor límite-máximo, el número de individuos que nacen y que sobreviven se acerca bastante al número de organismos que mueren. La población ha obtenido un equilibrio dinámico.

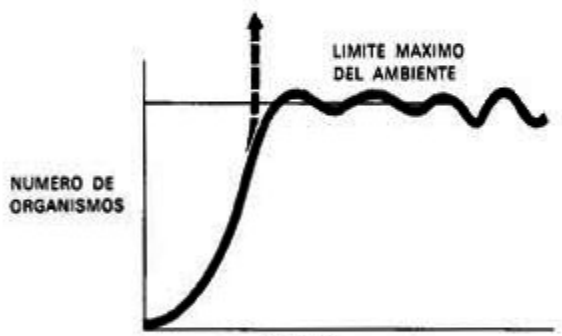


FIG. 18-7. Gráfica del crecimiento de la población.

Sin embargo, este equilibrio no se mantiene constante. Se puede ver (Fig. 18-7) cómo el tamaño de la población forma en realidad un zig-zag, primero por encima del valor límite y luego por debajo de él. Cuando el tamaño de la población pasa de este límite, la resistencia del ambiente excede el potencial biótico. La velocidad de muertes aumenta y la polación disminuye. Cuando la línea cae por debajo del valor límite, el potencial biótico excede la resistencia del ambiente y el tamaño de la población aumenta.

Hay además un factor de depredación. Así como el tamaño de cualquier población alimenticia determina el tamaño de la población que se alimenta de ella, lo contrario es también cierto. Es decir, el tamaño mismo de una población alimenticia es determinado por el tamaño de la población depredadora. En un ecosistema estable, las razones relativas de presa a depredador no cambian mucho en el curso del tiempo. La gráfica de la Fig. 18-8 ilustra dramáticamente cómo los tamaños de las poblaciones presa a depredador son completamente interdependientes. Esta gráfica muestra cambios cíclicos en la población de linces y liebres de las nieves en

el Canadá durante un período de 90 años. Hay tres cosas importantes aquí: primero, nótese que en cualquier ocasión el pico de la curva para liebres de la nieve (la presa) está siempre bastante por encima de la del lince (el depredador). Segundo: nótese que el pico de la población del lince siempre aparece un tiempo después de que aparece el de la población de liebres. A medida que el número de liebres aumenta, también aumenta el número de linces. Esto se debe simplemente a que hay más linces jóvenes que pueden sobrevivir cuando las liebres son abundantes. Tercero: nótese que cuando el número de liebres disminuye, también disminuye el número de linces.

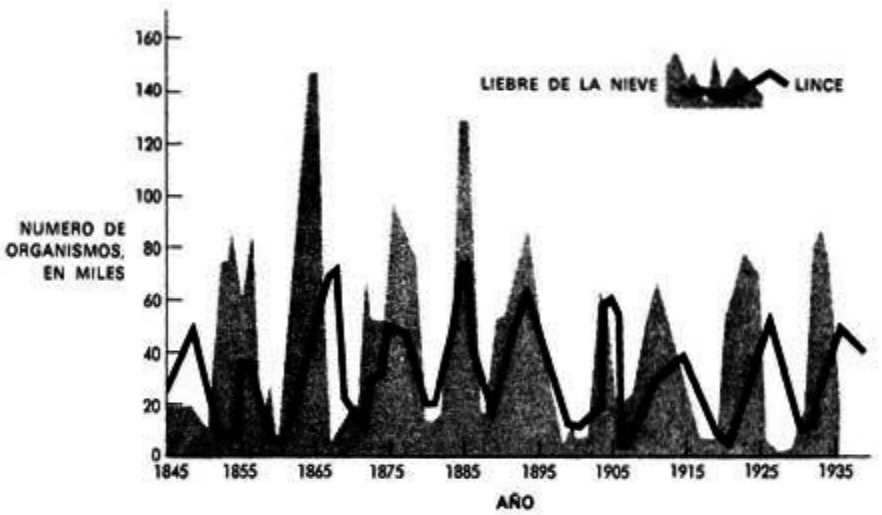


FIG. 18-8. Cambios cíclicos en la población de liebres de la nieve y linces en el Canadá de 1845 a 1935. Esta gráfica está basada en los registros del número de especímenes recibidos por años por Hudson Bay Company. (Dibujos con permiso de C. A. Villee, *Biology*. Philadelphia: W. B. Saunders, Co. 1957, p. 577.)

En poblaciones estables, la depredación, desde el punto de vista de grupo, es beneficiosa para la presa, a pesar de que trae la muerte a ciertos individuos. El resultado de la interferencia en una relación presa-depredador se ilustra con el caso histórico del venado Kaibab en el Estado de Arizona a principios de este siglo. Hasta 1907, la Planicie de Kaibab en Arizona, mantuvo una población sana de venados, la cual, por la depredación de los lobos, coyotes y pumas, no pudo exceder la provisión de vegetación. Como resultado de esta depredación nunca hubo más venados de los que la vegetación podía mantener. Un poco después de 1907 se comenzó una campaña con buenas intenciones pero con mala información, que quería beneficiar a los venados matando todos sus depredadores. El resultado fue dramático. La población de venados aumentó de 4.000 en 1907 a 100.000 en 1924 (Fig. 18-9). El pico de la población para 1924 fue mucho más alto que lo que podía sostener el ambiente.

En dos inviernos, más del 60 % de rebaños murió de hambre. El tamaño de la población de venados continuó descendiendo, hasta que en 1939 el número total era de nuevo 10.000. Esto estaba dentro de la capacidad de manutención del ambiente, como era en 1907. Pero las grandes poblaciones de venados de 1924 y 1925 causaron mucho daño a la vegetación de la región. Durante estos dos inviernos, los venados hambrientos arrancaron muchas plantas casi hasta el nivel del suelo. Estas plantas ya no fueron capaces de retoñar en la primavera.

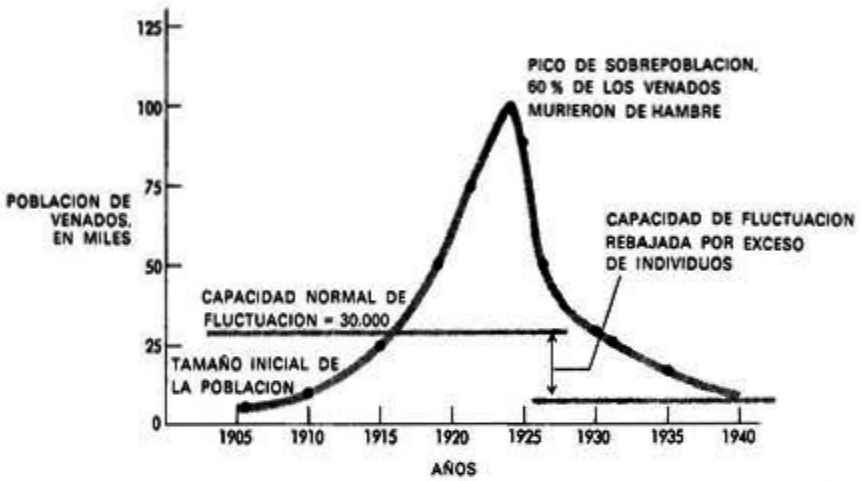


FIG. 18-9. El efecto de retirar los depredadores de un ecosistema estable, se ilustra por el cambio de la población de venados en la Planicie de Kaibab en Arizona, cuando se exterminaron sus enemigos naturales (lobos, coyotes, pumas). (Dibujado con permiso de G. G. Simpson, C. S. Pittendrigh y L. H. Tiffany, *Life: An Introduction to Biology*, New York: Harcourt, Brace & World, Inc., 1957, p. 655.)

El ecosistema entró ahora en un círculo vicioso. A pesar de que la población de venados había disminuido en su pico en los años de 1924 y 1925, la vegetación también se había reducido muchísimo. El resultado fue que aún en 1939, después de tanto tiempo, fueron más los venados que murieron de hambre que los que habían sido matados por depredadores en 1907.

Un tercer método con el cual se puede regular el tamaño de una población natural es el de los **factores dependientes de la densidad.** Estos factores son generalmente mecanismos fisiológicos que funcionan sobre algunos individuos solamente cuando una población obtiene un cierto tamaño crítico. Esto ocurre generalmente cuando existe una competencia intensa y excesiva por los alimentos. Este mecanismo construido dentro de la misma estructura funciona para el bien de la población haciendo desaparecer un cierto número de individuos. Consideremos un ejemplo específico sobre cómo operan estos factores dependientes de la densidad.

Volviendo a la Fig. 18-9 podemos ver que el tamaño de la población de liebres de la nieve sufre periódicamente una reducción dramática. ¿Qué causa esto? No se puede atribuir a la depredación de los linces, puesto que los linces general-

mente alcanzan su pico de población *después* de que la población de liebres ha empezado a disminuir. Se sugirieron muchas teorías antes de demostrarse finalmente que la causa era fisiológica. Aparentemente, cuando la población de liebres llega a un punto crítico, la tensión nerviosa producida por la competencia por el alimento, junto con la llegada de la estación de reproducción, causa un desequilibrio en ciertas glándulas productoras de hormonas y uno de los mayores resultados de este desequilibrio en las liebres es un disturbio en el metabolismo de carbohidratos. El nivel de azúcar sanguíneo disminuye, se presentan convulsiones y sobreviene la muerte.

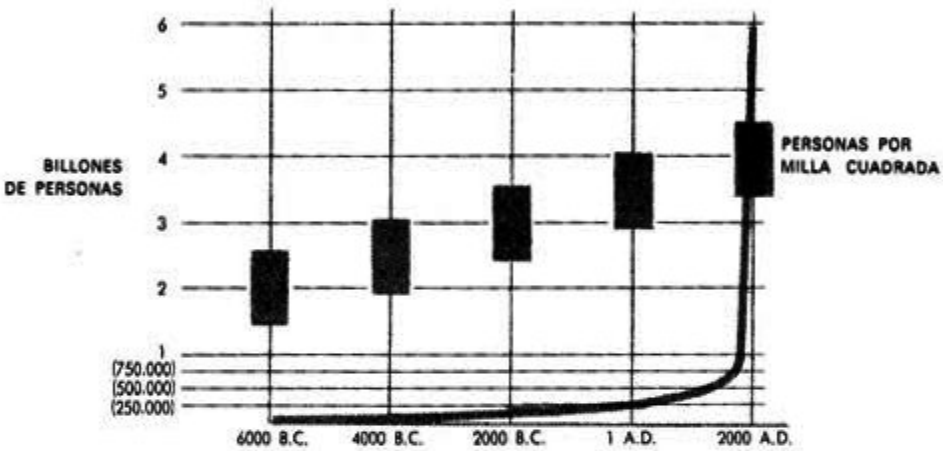


FIG. 18-10. Curva de crecimiento para la población humana. La gráfica indica que en el presente, la población en el mundo está en la mitad de una fase logarítmica de crecimiento. Si la población continúa creciendo con esta velocidad, se doblaría el número de personas en el mundo en el año 2000. (Datos tomados de E. S. Deevey, «The Human Population.» *Scientific American*, septiembre de 1960, pp. 196, 198.)

Otros ejemplos de factores dependientes de la densidad se pueden ver en el ejemplo clásico de los pequeños roedores conocidos como lemmings, que viven principalmente en Noruega y Escandinavia. Cuando una población de lemmings se hace demasiado grande, ocurren ciertos cambios hormonales y las grandes hordas de lemmings comienzan a emigrar de las regiones superpobladas. Esta migración es impulsiva, los lemmings en su marcha no paran ni ñara comer, ni para descansar. Frecuentemente pasan por regiones en las cuales se habrían podido quedar. En algún sitio durante su migración, comúnmente, los lemmings encuentran un lago, río o precipicio. Ignorando la barrera, generalmente mueren allí.

Este espectáculo famoso ha dado origen a un gran número de historias románticas sobre «la marcha de los lemmings al mar». A veces se presenta como si los lemmings tuvieran conciencia de su propósito, sacrificándose por el bien del resto de la población. En realidad, esto es exactamente lo que sucede, pero la migración en masa se puede entender mejor como el resultado de una falta de balance fisiológico que ocurre simultáneamente en un gran número de lemmings. Esta falta de balance se origina debido al aumento en la población de una manera que no se entiende aún.

Todos los factores que se han discutido antes son mecanismos que operan a un nivel poblacional. Sirven para mantener un nivel relativamente constante en las poblaciones por medio del balance entre la resistencia del ambiente y el potencial biótico. Estos mecanismos, construidos dentro de la estructura misma, benefician toda la población al sacrificar algunos individuos y operan bajo un principio similar a la retroacción que se discutió en el Capítulo 12. De este modo, se observa nuevamente que una de las características más importantes y generales de los organismos vivientes es su control, a cualquier nivel de organización, por mecanismos de retroacción.

Las poblaciones humanas también comienzan a hacerle frente a los problemas inherentes a la expansión ilimitada, similares a los que han encontrado siempre los animales y las plantas. La Fig. 18-10 muestra una curva de crecimiento para lá población humana. En esta curva se puede ver que nos estamos aproximando rápidamente al valor límite superior en cuanto al número de personas que puede mantener la superficie de la Tierra. No se necesita anticipar que varios de los factores ya discutidos son el único medio por el cual se puede regular el crecimiento de la población. Desafortunadamente, hoy en día, en países como la India y la China, la tremenda superpoblación han puesto en operación muchos de estos factores. Estudiando los diversos métodos de control de nacimiento, y empleándolos con cuidado e inteligencia, el hombre podría asegurar que la población humana nunca llegará al punto en el cual entran a operar los factores limitantes naturales.

18-6 ECOLOGIA Y EVOLUCION

Al principio de este capítulo dijimos que todos los organismos en un ecosistema compiten por la misma necesidad básica: una fuente de energía. Volvamos a este punto: ¿qué tipos de competencia observamos dentro de un ecosistema? ¿Cómo se establecen en el curso del tiempo las diversas relaciones ecológicas discutidas anteriormente en este capítulo?

Se reconocen dos tipos de competencia en las poblaciones naturales: competencia **intraespecífica** e **interespecífica.** La competencia intraespecífica ocurre entre miembros de la misma especie cuando hay una cantidad limitada de alimentos. Como resultado de una competencia intraespecífica se eliminan los individuos menos adaptados dentro de la especie. El carácter general de las especies cambia en períodos de tiempo largos, por la competencia intraespecífica.

La competencia interespecífica se produce cuando dos especies diferentes, viviendo en la misma área general, tienen necesidades ecológicas similares. Cuanto más se sobrepongan los nichos ocupados por las dos especies, mayor será el grado de competencia. El resultado frecuente de esta competencia es un descenso y extinción final de una especie con la predominancia completa de la otra. Esto ha llevado a una aseveración formal conocida como la **hipótesis de Gause,** o el **principio de exclusión competitiva.** Esta hipótesis establece simplemente que dos especies, con necesidades ecológicas similares, no pueden vivir exitosamente juntas por mucho tiempo. En la Fig. 18-11 se muestran los resultados de muchos experimentos

de Gause. Cuando una especie de protozoario, el *Paramecium* (en este caso, *P. caudatum)* crece solo en un medio de cultivo, muestra una curva de crecimiento sigmoide típica. Lo mismo sucede con otra especie, el *Paramecium aurelia* (ambos se muestran en la Fig. 18-11 (a). Sin embargo, cuando crecen juntos, el *Paramecium aurelia* tiene supremacía y elimina al *Paramecium caudatum* en unos catorce días [Fig. 18-11 (b)]. Esto se debe a que ambas especies compiten por prácticamente los mismos minerales y la misma fuente de alimentos.

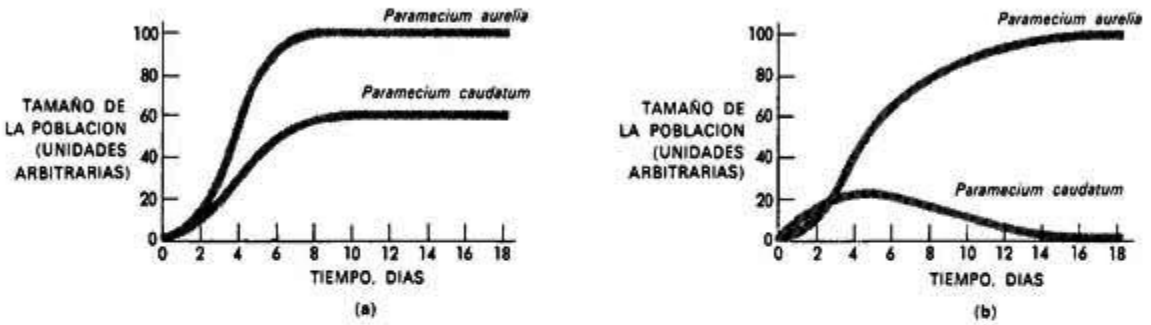


FIG. 18-11. Curva de crecimiento típica para las poblaciones de *Paramecium aurelia* y *Paramecium caudatum.* (a) Cuando cada especie crece separadamente y (b) cuando los dos cultivos se mezclan.

La evolución de interrelaciones ecológicas entretejidas se debe a esta competencia. En poblaciones que compiten bastante, se favorecerá cualquier variación que tienda a reducir esta comptetencia. Si el *P. caudatum* es capaz de usar algún otro tipo de alimento distinto del que tenga monopolizado el *P. aurelia,* la competencia disminuirá. Esto aumentará la supervivencia de los *P. caudatum* que tengan esta variación. En la naturaleza, los organismos frecuentemente invaden nichos ecológicos, no ocupados, simplemente para evitar una competencia intensa. Una vez que el organismo está en el nuevo nicho, cualquier variación que le permita explotar los recursos presentes más efectivamente tenderá a perpetuarse. De esta manera, la población puede cambiar lentamente su constitución genética para estar mejor adaptada al nuevo nicho.

Considérese el siguiente ejemplo que ilustra cómo ocurren realmente estos cambios evolutivos en las poblaciones que compiten. Las islas Galápagos, fuera de las costas de Suramérica, están pobladas por un gran número de especies de pinzones. Dos especies de pinzones de tierra, *Geospiza fuliginosa* y *Geospiza fortis,* están íntimamente relacionados. Ambos se alimentan con semillas. El tamaño del pico, (llamado «profundidad del pico») de cada especie refleja el tipo de semilla con la cual se alimenta*. La Fig. 18-12 muestra las gráficas de las frecuencias para la variación de profundidad del pico (medida desde la parte más alta a la parte más

* Los pájaros con pico pequeño no pueden romper semillas grandes. Los pájaros con pico grande encuentran dificultad en coger y romper las semillas pequeñas sin dejarlas caer o perder el contenido de ellas una vez que están abiertas. Los pájaros con un pico de tamaño mediano, pueden alimentarse de las semillas grandes y también de las pequeñas. Sin embargo, están limitados a semillas medianas, siendo incapaces de comer las semillas demasiado grandes o las demasiado pequeñas.

baja) en ambas especies, bajo tres situaciones diferentes del ambiente. Las gráficas (a) y (b) muestran los límites y extensión de la variación en dos islas, habitada cada una por una especie pero no por la otra. Hay dos características importantes en esta gráfica. Primero: Nótese que el mayor número de individuos en cada población (un 30 a 35 %) tienen profundidades de pico casi idénticas, es decir, unos 10 mm. Segundo: Nótese las diferencias totales en la distribución de profundidades de pico entre las dos poblaciones. *G. fuliginosa* tiene un número mayor de individuos (25 %) con picos de poca profundidad, es decir, unos 8 milímetros *G. fortis* tiene muy pocos individuos en esta categoría (menos de 5 %). Por otra parte, *G. fortis* tiene algunos individuos con picos grandes (entre los 11 y 12 mm.), mientras que *G. fuliginosa* no muestra ninguno.

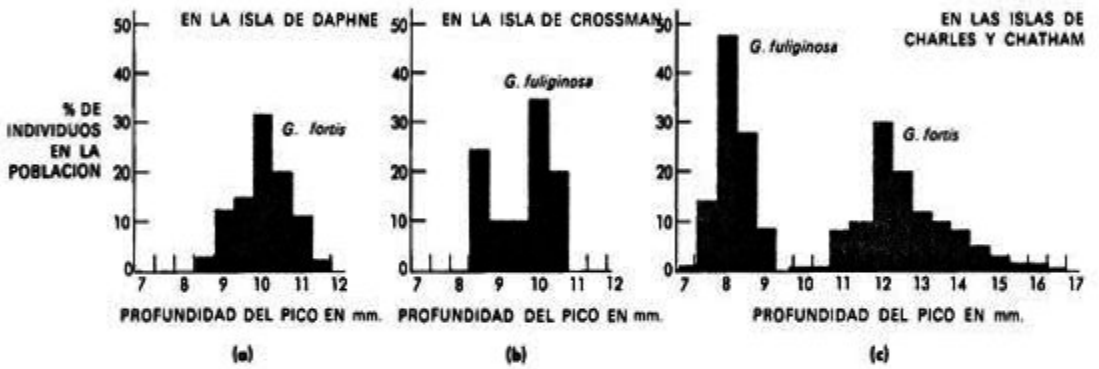


FIG. 18-12. Tres gráficas de distribución de frecuencias para profundidad de pico en dos especies de pinzones terrestres: *Geospiza fortis* y *Geospiza fuliginosa*. Las gráficas (a) y (b) indican la distribución de la profundidad de los picos cuando las especies no viven en competencia la una con la otra. La gráfica (c) es la distribución de profundidad de los picos cuando las dos especies viven juntas en la misma isla. (Dibujado con permiso de D. Lack, *Darwin's Finches*. New York: Harper Torchbooks, 1961, p. 82.)

En la Fig. 18-12 (c) se muestra la gráfica de la frecuencia de distribución para profundidad de pico en dos islas en donde ambas especies viven juntas. Es evidente la diferencia entre esta gráfica y los que se muestran en (a) y (b). En donde las dos especies viven juntas, no hay superposición en la profundidad de los picos. *G. fortis* tiene el pico más grande, mientras que *G. fuliginosa* lo tiene más pequeño. ¿Cómo podemos explicar estas diferencias?

Considérese que la población de *G. fortis* de la Isla de Daphne y de *G. fuliginosa* de la de Crossman se juntan en una tercera isla, por ejemplo la de Chathan o Charles. Hemos notado que el mayor número de individuos en cada una de las poblaciones separadas tienen idénticas profundidades de pico. Desde luego que cuando las dos poblaciones se juntan, la competencia entre los individuos con profundidades de pico de unos 10 mm. aumenta mucho por la gran cantidad de individuos. La menor competencia la experimentarán los individuos pertenecientes a *G. fortis* con pico grande y a *G. fuliginosa* con pico pequeño. De acuerdo con esto, estos individuos serían favorecidos, y sus características serán transmitidas. Con

el tiempo, el número de picos de tamaño medio se reduciría a un nivel muy bajo, en cada población, mientras que los *G. fortis* de pico grande y los *G. fuliginosa* de pico pequeño, aumentarían. Después de muchas generaciones con esta competencia, las dos poblaciones habrán evolucionado lo suficiente para mostrar diferencias muy marcadas en el tamaño del pico.

Este ejemplo muestra cómo los organismos pueden pasar permanentemente a nichos ecológicos nuevos. De esta competencia se originan la evolución de hábitos de alimentación y las características físicas, como lo demuestran *G. fortis* y *G. fuliginosa*. Podemos asumir que cuando las dos poblaciones se unieron, sus necesidades ecológicas eran tan similares que entraron en competencia inmediata. Las variaciones, que redujeron esta competencia y permitieron a los organismos individuales obtener una mayor cantidad de alimento fueron favorecidas bajo estas condiciones. Las dos especies se especializaron más. La especialización, en general, no es más que un medio para evitar la competencia y traer consigo la ocupación de un nicho ecológico más restringido.

18-7 CONCLUSION

En este capítulo hemos considerado algunas de las maneras por las cuales los seres vivos están relacionados los unos con los otros en las comunidades bióticas. Hemos visto que todos los animales y plantas en una comunidad o ecosistema, como éste, influyen de alguna manera el uno sobre el otro. Estos organismos dependen el uno del otro. Con esta interacción forman una gran telaraña delicadamente balanceada. Los medios por los cuales un organismo puede influir sobre otro son a menudo muy sutiles y difíciles de descubrir. De acuerdo con esto, el ejemplo con el cual se comenzó, es decir, aquel de que la gloria de Inglaterra se debe al gran número de sus solteronas, no es un principio tan ridículo como parece a primera vista.

Una de las características importantes de un ecosistema es la variedad de medios por los cuales se mantiene a sí mismo en un estado balanceado. El ciclo de materiales entre los organismos y el ambiente y su regreso a los organismos, lo mismo que los medios para controlar el tamaño de la población son solamente dos ejemplos de este principio. El automantenimiento y la autorregulación son no sólo características de organismos individuales, sino también de poblaciones completas y de ecosistemas. Los mecanismos regulativos operan para el bien del ecosistema como un todo, aunque frecuentemente para detrimento de algunos individuos.

En conclusión, se ha visto cómo se pueden desarrollar las diferencias ecológicas entre dos especies que habitan un territorio común. El ejemplo de *Geospiza fortis* y *Geospiza fuliginosa* muestra el desarrollo histórico de estas interrelaciones (es decir, su evolución). Este ejemplo también proporciona cierta indicación sobre el papel de la competencia en el mundo viviente, es decir, ilustra la manera cómo los organismos pueden emigrar a nichos ecológicos diferentes como un medio de evitar la competencia.

EJERCICIOS

La Fig. 18-13 representa un acuario cerrado. En la figura, *C* representa aire encerrado por encima del agua. *B* el agua, *D* la vida animal en el agua, *A* la vida vegetal y *E* la tierra en el fondo. Cuando se selló el acuario había un balance apropiado de vida animal y vegetal. Conteste los ejercicios 1 a 5 en base de la información que se acaba de dar.

1. ¿Por cuánto tiempo podría continuar la vida en el acuario?

   a) Solamente hasta que la provisión original del oxígeno por encima del agua se utilice y nada más.
   b) Hasta que la provisión original de O_2 disuelto en el agua se utilice y no más.
   c) Dos meses como máximo.
   d) Hasta que la provisión original de nitrógeno en el suelo se utilice, y no más.
   e) Indefinidamente mientras que el sol ilumine regularmente el acuario y la temperatura permanezca por encima de la temperatura de congelación.

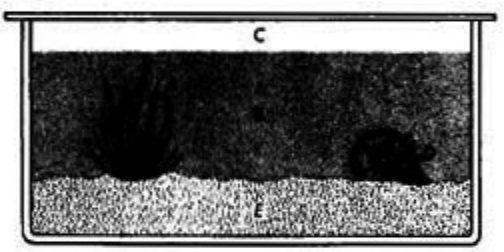


FIG. 18-13

2. ¿En qué lugar del acuario (*A*, *B*, *C*, *D*, o *E*) entra primero la energía en el ciclo?
3. ¿En qué sitio del acuario se surte de nuevo la provisión de oxígeno?
4. ¿En qué sitio o sitios se libera anhídrido carbónico como un producto de desecho; *A*, *A* y *B*, *B* y *D*, *A* y *D*, *D* y *E*, o *D*?
5. ¿En qué sitio se utiliza anhídrido carbónico como un material primario?
6. ¿Qué es una cadena alimenticia?
7. ¿Por qué hay un gran descenso en la cantidad de material o energía presentes a lo largo de cada paso de la cadena alimenticia? ¿Cómo se relaciona esto con la segunda Ley de termodinámica?
8. En base de las siguientes suposiciones, calcule la eficiencia total de la cadena de energía que lleva la luz del sol hasta Ud.

   a) El 99 % de la energía solar no se utiliza.
   b) Del 1 % utilizado por las plantas,solamente el 0,6 % termina en glucosa.
   c) La planta utiliza la mitad de esta glucosa para sus propios procesos vitales.
   d) De la glucosa que llega a sus células, solamente un 60 % forma ATP.
   e) La utilización de esta energía tiene una eficiencia de 55 %. ¿Puede Ud. descubrir algún «escape de energía» además de los que se mencionan aquí?

9. ¿Puede Vd. sugerir por qué las naciones más pobres del mundo tienen que ser esencialmente vegetarianas? Dé sus respuestas de acuerdo con la segunda ley de la termodinámica.
10. Distinga entre los términos «habitación» y «nicho ecológico».

11. ¿Qué quiere decir el término «potencial biótico» y «resistencia del ambiente»? ¿Cómo se relacionan el uno con el otro?

12. Distinga entre competencia interespecífica y competencia intraespecífica.

13. Se ha encontrado que generalmente los organismos más raros de la naturaleza se encuentran en los ambientes extremos (es decir, profundidades de los océanos, desiertos o en el ártico). Lo grotesco y único de estos organismos es generalmente su anatomía, pero también puede ser su fisiología. ¿Qué razones puede Ud. dar para este fenómeno?

14. A pesar de que todas las formas vivientes en un área ecológica rara vez, si es que hay alguna, están íntimamente relacionadas filogenéticamente, pueden mostrar características anatómicas y fisiológicas similares. Explique por qué sucede esto.

Los cálculos han sugerido que unas 130 liebres americanas en California comen en campo abierto la misma cantidad de pasto que una vaca. El costo para retirar ese número de liebres se ha estimado en 47 dólares (casi dos veces el valor de una vaca). Por consiguiente, el programa para destruir las liebres no es económico; más aún, las libres, al excavar la tierra ayudan a airear el suelo de las regiones donde viven y también lo hacen más poroso al agua. Sin embargo, a pesar de esta aparente desventaja, se lanzó una campaña en contra de las liebres. Se había observado desde el principio de esta campaña un notable descenso en el número de halcones de la región. Los halcones que salían de esta región se iban a otras, convirtiéndose en un serio problema para los criadores de gallinas. Sin embargo, la suspensión de la campaña contra las liebres en este punto, presentaba problemas. Con menos halcones en la región, la población de las liebres comenzaría a crecer rápidamente tan pronto como se suspendiera la exterminación. Puesto que las liebres se reproducen muy rápidamente, y los halcones se reproducen muy lentamente. Así, si la campaña fuera suspendida, la población de liebres, sin tener depredadores, comenzaría a subir sin control. Conteste los ejercicios 15-17 en base de la información ofrecida.

15. ¿Cuáles de las siguientes cadenas alimenticias indican mejor las relaciones alimenticias descritas?

a) Forraje → liebres → halcones → ganado → cuidadores de ganado

b) Forraje → Pollos → Pájaros depredadores → ganado
Forraje → Halcones → Pájaros depredadores

c) Forraje → Liebres → Pájaros depredadores
Forraje → Ganado → Cuidadores de ganado

d) Forraje → Liebres → Pollos → Pájaros depredadores
Forraje → Liebres → Ganado → cuidadores de ganado

16. Si se permitiera que la población de liebres aumentara, suspendiendo la campaña contra ellas, ¿cuál sería lo primero en presentarse?
a) Un aumento en el número de halcones.

b) Un descenso en el número de ganado.
c) Un descenso en la cantidad de forraje presente.
d) Un aumento en el número de pollos en las regiones vecinas.
e) Un descenso en el número de cuidadores de ganado.

17. Compare esta situación con la campaña contra los coyotes en la Planicie de Kaibab a principios de este siglo. ¿En qué forma son las dos situaciones similares? ¿Y en qué formas son diferentes?

18. Obsérvese la gráfica en la Fig. 18-14. Estudiando estas curvas, explique qué organismo (*A* o *B*) es la presa y cuál el depredador. ¿En qué se basa para decirlo?

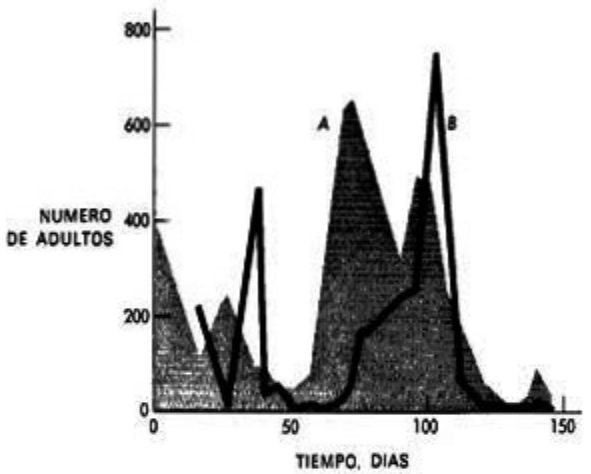


FIG. 18-14

19. Observe las cuatro gráficas en la Fig. 18-15. Los dos lotes de *Tribolium castaneum* (una especie de escarabajo de la harina) comenzaron con 20 adultos pero se mantuvieron a diferentes temperaturas. Los dos lotes de *Tribolium confusum* se mantuvieron a la misma temperatura pero comenzaron con números diferentes de adultos. Evalúe las frases siguientes usando las siguientes letras, que indican: *A*, la frase es correcta de acuerdo con los datos que se dan en la gráfica; *B*, la frase es correcta de acuerdo con los principios biológios aceptados, pero no lo demuestran estas gráficas; *C*, la frase es falsa de acuerdo con los datos que se dan en la gráfica; *D*, la frase es falsa de acuerdo a un principio biológico aceptado, pero no lo demuestran las gráficas; *E*, el principio no se puede juzgar en base de los datos en las gráficas.
a) Los adultos de *T. casteneum* son más sensitivos a un aumento en la temperatura (por encima de 25° C) que los adultos de *T. confusum*.
b) Los adultos de *T. castaneum* prosperan más a 25° C, que los adultos de *T. confusum*.
c) Las larvas de *T. castaneum* son más afectadas por una elevación en la temperatura de 25° C a 34° C que los adultos.
d) El valor limitante para el ambiente de estas poblaciones de adultos de *Tribolium* parece ser de unos 40 individuos.
e) No hay límite en el número de adultos que el ambiente puede soportar, puesto que la velocidad de crecimiento siempre sigue hacia arriba a partir de un número inicial.
f) El apiñamiento de organismos, al principiar un cultivo con un número incicial grande de individuos, no tiene efecto sobre la velocidad de crecimiento de la población.
g) Si se comienza un cultivo de *T. confusum* con 40 adultos en lugar de cuatro, no se afecta significativamente el crecimiento de las larvas y de las ninfas.
h) En general, el crecimiento y desarrollo de los organismos jóvenes en una población es independiente del número de adultos.

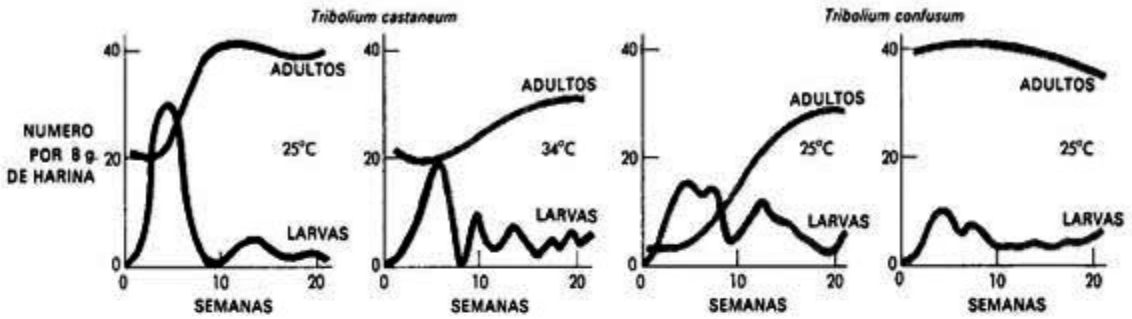


FIG. 18-15

i) El número de larvas de *Tribolium* en la población en un tiempo determinado nunca excede el número de adultos.
j) El crecimiento en el número de larvas, a medida que llega a su pico en cualquier población, ocurre a una velocidad mayor que el crecimiento en el número de adultos a medida que obtienen su pico.
k) La curva para el número de adultos en cada cultivo finalmente se nivela debido a la limitación en la provisión de alimento.

LECTURAS SUGERIDAS

Amos, William H., «The Life of a Sand Dune.» *Scientific American,* julio de 1959, p. 91. Este artículo discute la variedad de adaptaciones entre los organismos que viven en una comunidad biótica.

Clarke, G.L., *Elements of Ecology* (New York: Wiley, 1954). Un libro general en Ecología con énfasis especial en comunidades marinas.

Deevey, E.S., «The Human Population.» *Scientific American,* septiembre de 1960, p. 194. Discute las relaciones entre el número de seres humanos y la población total de hombres que la tierra puede soportar. Una buena revisión de principios ecológicos aplicados a un caso específico.

Huxley, Julian, «World Population.» *Scientific American,* marzo de 1956, p. 64. El autor discute la población en crecimiento y el problema de cómo alimentar a las personas en el mundo. Interesante, desafiante e importante.

Leopold, A. Starker, «Too Many Deer.» *Scientific American,* noviembre de 1955, p. 101. El artículo es un caso histórico en ecología. Su conclusión es que una mayor caza de venados por hombre podría prevenir el hambre a gran escala al tiempo que produciría menos daño a las cosechas.

Odum, E.P., *Ecology* (New York: Holt, Rinehart, 1964). Este libro es uno de la serie «Foundations of Modern Biology». Es una buena revisión no técnica del campo de la ecología moderna.

Odum, E.P., *Fundamentals of Ecology* (Philadelphia: W.B. Saunders, 1953). Un libro completo de ecología, más completo que las pequeñas revisiones publicadas por Holt, Rinehart.

WENT, FRITZ, «The Ecology of Desert Plants». *Scientific American*, abril de 1955, p. 68. Muestra cómo la sobrevivencia de plantas en el desierto está determinada por el control de la germinación. Un buen estudio de la adaptación de las plantas a condiciones especiales.

ZINSSER, H., *Rats, Lice and History* (Boston: Little, Brown & Co., 1954). Un tratado muy bien escrito de los efectos que las enfermedades llevadas por animales de uno u otro tipo han tenido en el curso de la historia. Se relaciona en especial con la infección del tifo (virus) llevada por ratas al este y centro de Europa.

CAPITULO 19

EL PROCESO DE LA EVOLUCION

19-1 INTRODUCCION

El concepto de selección natural es sin duda una de las generalizaciones más importantes en la Biología moderna. El naturalista inglés Charles Darwin (1809-1882) lo presentó al mundo en forma amplia. El libro de Darwin, *El origen de las especies por medio de la selección natural* (conocido generalmente como *El origen de las especies)* tuvo un marcado efecto en el mundo intelectual de mediados del siglo XIX. *El origen de las especies* contenía una cantidad masiva de datos apoyando los conceptos de evolución en general, y en particular la teoría de selección natural. Aunque muchos líderes religiosos y biólogos estuvieran en desacuerdo con Darwin, no podían ignorar su trabajo.

Aunque la teoría de Darwin, cuando se publicó en 1859, contenía algunos resquicios y escapatorias, ha resistido la prueba del tiempo. Hoy, más que nunca, la evidencia muestra que los principios fundamentales de variación y selección natural propuestos por Darwin son bastante válidos. El presente capítulo discutirá el mecanismo de selección natural como lo ven los biólogos modernos y los medios que emplea para explicar el origen de las especies.

19-2 EVIDENCIA PARA LA EVOLUCION

Hay tres tipos generales de explicación para la amplia diversidad de formas en el mundo viviente. La primera es la idea de **creación especial,** que sostiene que las especies se originaron en el pasado como resultado de un acto sobrenatural. Cuando se crearon, estas especies poseían exactamente las mismas características

que tienen hoy. El segundo tipo de explicación es la **generación espontánea.** De acuerdo con esta idea, muchas especies se originaron de materia que no era viviente; por ejemplo, los renacuajos se originaron del barro o los gusanos de la carne en descomposición. La idea de generación espontánea no abarca el concepto de un acto divino o un Creador. Un tercer tipo de explicación es la teoría de la **transmutación de las especies,** la cual sostiene que durante el curso del tiempo una especie ha dado origen a otra. Todas las teorías modernas de la evolución se basan en alguna idea de transmutación, a pesar de que pueden diferir en cuanto a los mecanismos por los cuales una especie puede ser modificada para convertirse finalmente en otra.

FIG. 19-1. Fósil de un pájaro primitivo *Archaeopteryx*, que representa claramente el desarrollo evolutivo de los pájaros modernos a partir de los reptiles primitivos. Nótese la cola larga, lo mismo que las garras en las alas, que son características de reptiles, en contraste con las plumas y la estructura general de las extremidades, que son de aves. (Cortesía de American Museum of Natural History.)

Finalmente, las ideas de creación especial y generación espontánea perdieron terreno. A principios y mediados del siglo XIX, la gente se inclinó más por la idea de la transmutación. Hasta cierto punto esto se debió a un aumento en los diversos tipos de evidencia, como los hallazgos de la paleontología (estudio de fósiles), taxonomía o embriología. La información suministrada por varias fuentes indica ahora, sin ninguna duda, que ocurrió una transmutación de especies. Examinemos algunas de estas evidencias.

Cierta evidencia proviene del área de la taxonomía. Como vimos en el Capítulo 17, algunas veces es tremendamente difícil trazar una línea divisoria entre dos especies íntimamente relacionadas. A medida que los naturalistas acumulaban mayor evidencia sobre cualquier grupo de especies, se hizo más obvio que (1) no todos los individuos en una sola especie son exactamente iguales, y (2) que entre dos especies bastante diferentes hay a menudo una serie gradual de formas inter-

medias. Esta evidencia apoya la idea de evolución a partir de un antepasado común. Es difícil explicar estos datos en base de inmutabilidad y creación especial.

Un segundo tipo de evidencia proviene de los registros de fósiles. El estudio del orden de los fósiles, desde las capas rocosas más antiguas hasta las más recientes, aporta muchos detalles informativos de gran importancia para el paleontólogo. Primero, el orden muestra, en general, un aumento en la diversidad lo mismo que en la complejidad de las formas fósiles. Pequeñas modificaciones de las formas fósiles de un estrato a otro parece que indican en muchos casos una modificación lenta de las formas con el paso del tiempo. Aunque esta evidencia no excluye la idea de creación especial o generación espontánea, ciertamente apoya directamente la idea de la transmutación. Segundo: algunas formas fósiles no tienen parientes vivientes; se dice que estas formas se han **extinguido.** El fenómeno de extinción muestra que algunas especies no han sido capaces de perpetuarse a sí mismas. Y, además, si las especies antiguas se mueren, ¿no podría ser que las nuevas especies se originaran de las antiguas? Con la teoría alternativa de creación especial sería necesario suponer que el Creador caprichosamente permitió que algunas especies se perpetuarán a sí mismas mientras que hizo que otras desaparecieran. El hecho de que hay mayor número de especies extintas que de especies vivientes hoy en la Tierra, indicaría que los caprichos del Creador debieron ser relativamente frecuentes. Y tercero, los registros de fósiles muestran algunas veces formas intermedias entre dos tipos vivientes. Por ejemplo, hoy está establecido que los pájaros y reptiles divergieron de un antepasado común. La información más convincente sobre este punto fue el descubrimiento del *Archaeopteryx*, una forma fósil intermedia entre estos dos grupos (Fig. 19-1). El *Archaeopteryx* tenía dientes y cola larga (características de reptiles), y tenía también plumas (características de pájaros). Estos genuinos eslabones perdidos son una fuerte evidencia de la transmutación de las especies.

Una característica notoria de los registros de fósiles es la de presentar algunos espacios claros mientras que las líneas de demarcación entre capas adyacentes de rocas son a menudo bastante definidas. Durante muchos años (especialmente en los siglos XVIII y XIX) estos claros proporcionaron problemas para las teorías evolutivas. Muchas veces los fósiles de una capa eran totalmente distintos a los de la capa inmeditamente superior o inferior. En los siglos XVIII y principios del XIX, se pensó que estos claros eran el resultado de los grandes cataclismos que barrieron la Tierra destruyendo todas o casi todas las formas vivientes. Se supuso que sucesivamente después de cada cataclismo, la Tierra se pobló con formas nuevas, por un acto de creación especial. Esta visión del registro geológico se llamó **catastrofismo.**

La evidencia geológica más reciente ha demostrado por qué hay estos claros. Los cambios en el nivel de la superficie de la Tierra hacen que las regiones se eleven o bajen entre un período y otro. Una capa de sedimento depositada cuando un área está bajo el agua tendrá una apariencia y composición bastante diferentes de la capa depositada cuando el área es seca. Las formas fósiles serán también obviamente diferentes.

Un tercer tipo de evidencia es el de la anatomía comparada. La anatomía comparada es el estudio de las similitudes y diferencias entre las estructuras anató-

micas de dos o más especies. Partiendo de la hipótesis de que hay evolución, podemos razonar en la siguiente forma:

Hipótesis: *Si...* los organismos se originan de modificaciones de formas ancestrales,

Predicción: *entonces...* se espera encontrar grandes grupos de animales (o plantas) cuyas variaciones anatómicas sigan el mismo patrón.

Esta predicción sostiene, por ejemplo, que puesto que el hombre, el murciélago, el cerdo y el perro son todos mamíferos, las estructuras óseas de sus apéndices deben tener muchas características en común, a pesar de presentar algunas diferencias obvias. Los trabajos en anatomía comparada han mostrado que esto sucede en realidad (Fig. 19-2(a)). Aunque el antebrazo de cada uno está modificado para una función diferente (en el hombre para agarrar, en el murciélago para volar, en el cerdo y en el perro para caminar), las similitudes en la estructura ósea son todavía evidentes (Fig. 19-2(b)).

La anatomía comparada hace énfasis en las diferencias entre estructuras **homologas** y **análogas.** Las estructuras homólogas son las que tienen características anatómicas básicas comunes pero llevan a cabo funciones diferentes. Por ejemplo, el ala de los murciélagos, la pata del caballo o del perro y la mano del hombre, muestran estructuras óseas homólogas. Las estructuras análogas, por otra parte, se utilizan para propósitos similares, pero no están necesariamente construidas bajo el mismo plan anatómico. El ala de un pájaro y el ala de una mariposa son análogas pero no homólogas, puesto que no tienen ninguna unidad estructural básica (huesos, etc.) en común.

La idea de evolución a partir de antepasados comunes está ampliamente apoyada por el estudio de las estructuras homólogas. En casos de diferentes animales que comenzaron con el mismo antecesor, las generaciones subsecuentes muestran ligeras modificaciones del plan anatómico básico. Las estructuras homólogas dan, por lo tanto, una indicación del grado de divergencia entre dos formas relacionadas.

La existencia de órganos homólogos, o la existencia de similitudes en la estructura de las diversas partes del cuerpo no refuta la idea de una creación especial. Hay tanta razón para creer que el Creador hubiera escogido un plan común para construir sus criaturas como para creer que El hubiera podido escoger planes diferentes para cada una. Sin embargo, uno de los resultados de los estudios en anatomía comparada es el hallazgo de **estructuras vestigiales.** Estructuras vestigiales son las que aparecen en los organismos sin tener aparentemente ninguna función conocida. Son estructuras vestigiales, el apéndice en el hombre, los huesos de la cintura en las serpientes, y los miembros rudimentarios en las ballenas. Es fácil explicar la existencia de estas estructuras aceptando la idea de la sucesión. Las estructuras vestigiales representan partes inútiles o inoperantes en contra de cuya existencia está trabajando la selección natural. Es difícil explicar el porqué existen estas partes por el concepto de creación especial.

La evidencia proveniente del campo de la genética ha hecho contribuciones importantes que comprueban la existencia de la transmutación de especies. Aunque los detalles de la interpretación genética de la selección natural serán discutidos más adelante en este capítulo, aquí se mencionará por lo menos esta importante línea de evidencia. Desde principios de este siglo se sabe que los genes son bastante

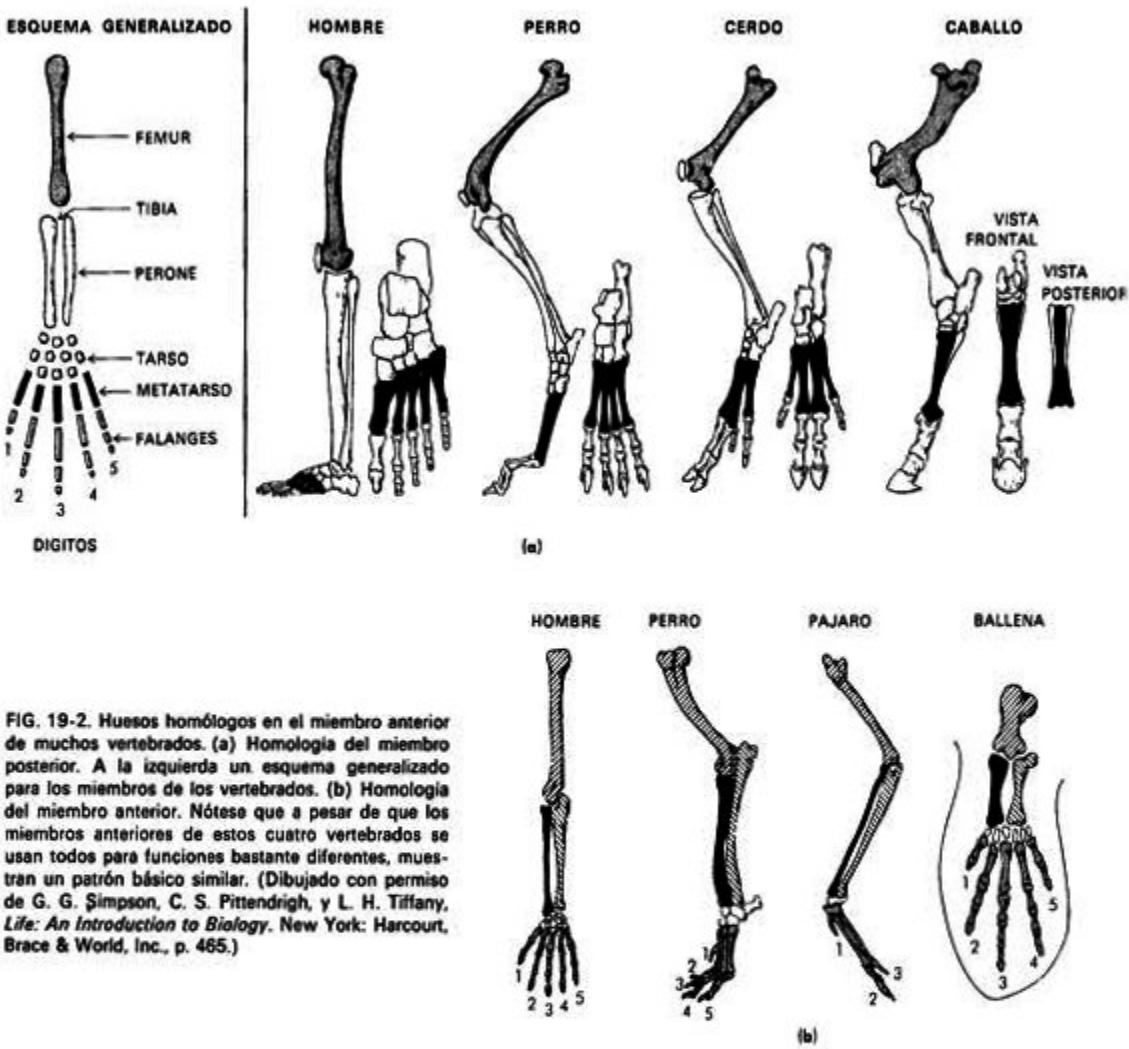


FIG. 19-2. Huesos homólogos en el miembro anterior de muchos vertebrados. (a) Homología del miembro posterior. A la izquierda un esquema generalizado para los miembros de los vertebrados. (b) Homología del miembro anterior. Nótese que a pesar de que los miembros anteriores de estos cuatro vertebrados se usan todos para funciones bastante diferentes, muestran un patrón básico similar. (Dibujado con permiso de G. G. Simpson, C. S. Pittendrigh, y L. H. Tiffany, *Life: An Introduction to Biology*. New York: Harcourt, Brace & World, Inc., p. 465.)

contantes y se heredan de acuerdo con bases predecibles estadísticamente. Hablando en general, la constancia de estos genes tiende a impedir que las especies cambien. Sin embargo, hay mutaciones que introducen nuevas variaciones heredables en una población. Los experimentos bajo condiciones de laboratorio cuidadosamente controladas muestran que los genes tienen diferentes grados de «adaptación» para un ambiente dado. Si la selección la practican los biólogos, ya sea directamente (permitiendo que se crucen solamente organismos con un genotipo particular) o indirectamente (colocando organismos en medios que favorezcan más a un genotipo que a otro), es posible alterar el genotipo de una población en el laboratorio en unas pocas generaciones. La evidencia experimental sobre cambios genéticos mediante la selección, da un gran apoyo a la idea general de mutación y en particular a la de la selección natural.

Otras áreas también proporcionan evidencias para la evolución —por ejemplo, la embriología y el estudio de la distribución geográfica de animales y plantas—. No es necesario entrar en detalles sobre estos casos, pues los ejemplos ya mencionados han provisto amplia evidencia en apoyo del origen de las especies, por evolución de formas preexistentes. La pregunta que se presenta ahora es: ¿por medio de qué mecanismos ocurre la evolución? En la historia de la biología ha habido muchas tentativas de responder a esta pregunta. Fue Charles Darwin con su concepto sobre selección natural quien ofreció la explicación más satisfactoria.

19-3 SELECCION NATURAL DARWINIANA

El proceso básico de evolución por selección natural se puede resumir en las siguientes observaciones y conclusiones:

Observación 1. Todos los organismos tienen una gran capacidad reproductiva. Como vimos en el Capítulo 18, una población de organismos con una ilimitada cantidad de alimento puede llenar la tierra rápidamente con su propia especie.

Observación 2. Sin embargo, la provisión de alimento para cualquier población de organismos no es ilimitada. La velocidad de crecimiento de la población tiende a sobrepasar la velocidad de producción del abastecimiento de alimento.

Conclusión 1. El resultado debe ser una lucha continua por la existencia entre organismos del mismo tipo (es decir, entre organismos que tienen las mismas exigencias alimenticias).

Observación 3. Todos los organismos muestran variaciones heredables. Ni siquiera dos individuos de la misma especie son exactamente iguales.

Observación 4. Algunas variaciones favorecen más la existencia en un ambiente dado que otras.

Conclusión 2. Los organismos que poseen variaciones favorables serán capaces de sobrevivir más tiempo en un ambiente dado que los que no poseen variaciones favorables. Los que sobreviven un tiempo mayor dejarán un número mayor de descendientes y a través de ellos pasarán un mayor número de genes favorables. Por lo tanto, cada generación sucesiva estará mejor adaptada al ambiente.

El criterio de éxito, de acuerdo con Darwin, es la capacidad reproductiva (ver Capítulo 2). Los organismos que pueden dejar el mayor número de progenie sobreviviente y fértil tendrán más éxito en la lucha por la existencia. Las adaptaciones al ambiente con su consecuente probabilidad de mayor supervivencia, se pueden considerar como el mecanismo que le permite a un organismo producir más descendientes. El mecanismo que está trabajando aquí es el de **fertilidad diferencial.** Cualquier variación que aumente las probabilidades de que un organismo transmita más genes a la siguiente generación tendrá, en general, un valor selectivo positivo. Sin embargo, es importante recordar que la supervivencia en sí es importante solamente por cuanto que aumenta las probabilidades de que un organismo puede dejar un mayor número de descendientes fértiles. Las variaciones que, en una forma o en otra aumentan esta probabilidad, se selecionan favorablemente.

Para demostrar cómo opera en la naturaleza la selección natural, considérese

el siguiente caso: Por más de un siglo, se sabe que existen en varias partes de Inglaterra dos variedades de polilla pintada. Una variedad, *Biston betularia,* tiene un color claro con pequeños puntos oscuros esparcidos irregularmente sobre las alas y el cuerpo. La otra, *Biston carbonaria,* es mucho más oscura, debido a la presencia de pigmentos melanínicos. Esta última especie es la que se conoce comúnmente como la forma melanínica.

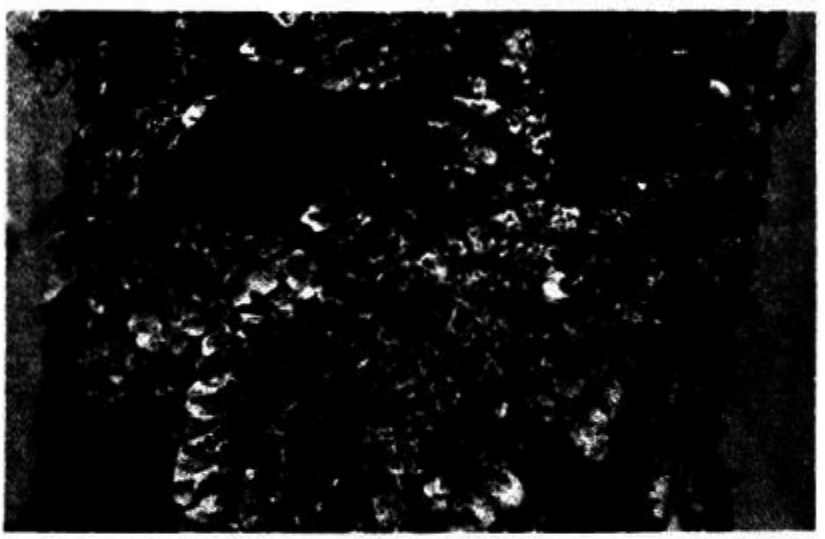


FIG. 19-3. La forma melanínica de la polilla pintada se ve bastante bien en el tronco de un árbol que tiene líquenes incrustados, en una región no industrial de Inglaterra. La variedad de la polilla clara se distingue muy poco (hacia abajo a la derecha). En estas condiciones, la forma melanínica está sujeta a gran depredación. (Foto cortesía del Dr. H. B. D. Kettlewell.)

Los especímenes coleccionados en este campo en épocas pasadas, muestran que las formas claras eran más comunes que las oscuras. Esto se explicó mostrando que la forma clara tenía un color protector. La **coloración protectora** en Biología es algo semejante al camuflaje militar. Los organismos que tienen una coloración protectora heredan ciertos patrones de pigmentación, que les permiten mezclarse con el fondo. Las variedades claras de la polilla pintada están perfectamente camufladas en los troncos de los árboles cubiertos con líquenes*, pero las formas oscuras se notan muchísimo (Fig. 19-3). Por lo tanto, la forma oscura está más sujeta a depredación por pájaros que la forma clara.

Sin embargo, se ha observado que en los últimos siglos el número de polillas melanínicas ha aumentado drásticamente. En algunas áreas, la forma oscura ha reemplazado casi completamente a la forma clara. Un mapa (Fig. 19-4) que com-

* Los líquenes son crecimientos gris-verdosos que se encuentran cubriendo muchas rocas y árboles. Un liquen es en realidad una combinación de crecimientos de algas y hongos. La polilla generalmente permanece durante el día en los árboles cubiertos por líquenes.

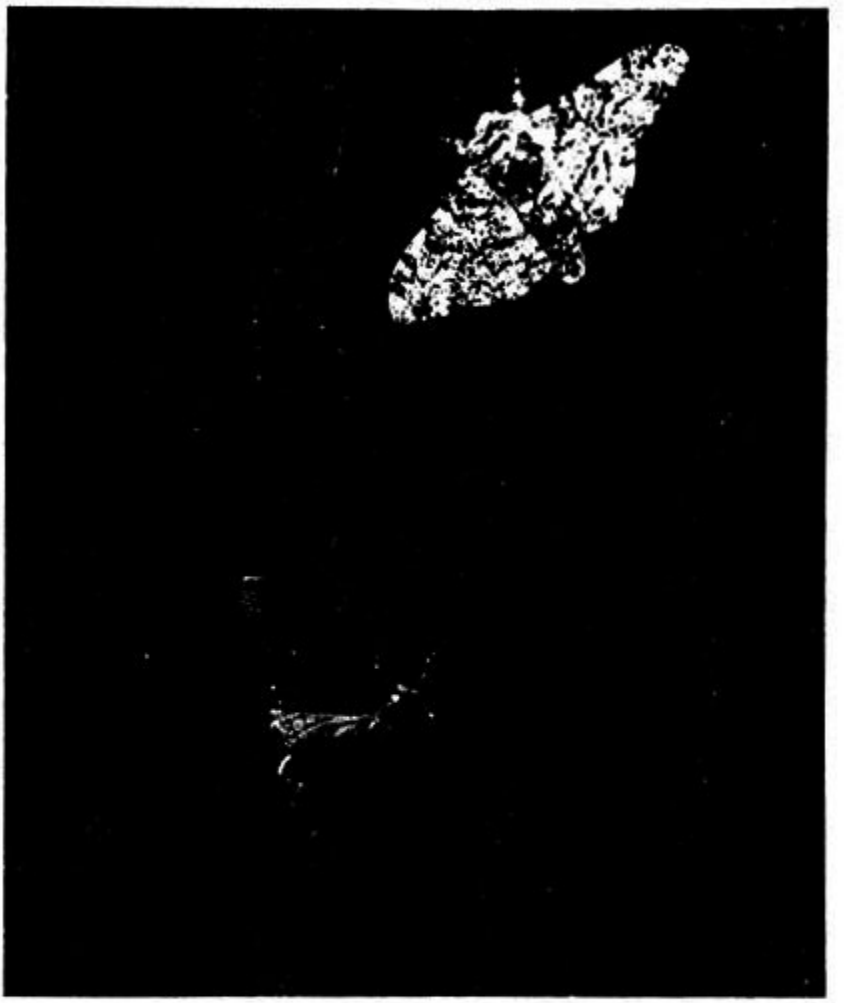
pare las distribuciones de las polillas melanínicas y las polillas claras, muestra que la forma oscura predomina en los centros industriales y en las regiones del sureste. Las investigaciones en estas regiones muestran que el humo y el hollín de las fábricas en las ciudades ha oscurecido significativamente el fondo natural de estas regiones. Además, los vientos prevalecientes del Suroeste han depositado una gran cantidad de hollín en las regiones del Este que, de por sí, no son industriales. Esto ha constituido un factor muy importante en la historia de la evolución de la polilla pintada.

◀FIG. 19-4. Mapa de la distribución de las variedades de polilla pintada en Inglaterra. Cada círculo representa una muestra de la población tomada en un área determinada. La región oscura de cada círculo indica el porcentaje de formas melaninicas encontradas en el área, mientras que las partes blancas indican el porcentaje de formas ligeramente coloreadas. (Reproducido con permiso. Copyright © 1959 por Scientific American, Inc. Todos los derechos han sido reservados.)

FIG. 19-5. En un tronco de árbol oscurecido por el hollín de las áreas industriales, las formas ligeramente coloreadas de la polilla pintada son mucho más visibles que las formas melanínicas. En esta situación, las formas melanínicas tienen un mayor poder de supervivencia que la variedad clara. (Foto cortesía del Dr. H. B. D. Kettlewell.) ►

En un fondo más oscuro, las polillas ligeramente coloreadas, que antes estaban bien camufladas, se hacen mucho más visibles (ver la Fig. 19-5). Como resultado, estas variedades presentan una desventaja definitiva. Al ser descubiertas más fácilmente, las variedades claras están sujetas a una mayor depredación por parte de los pájaros. El número de polillas ligeramente coloreadas capaces de obtener la madurez y reproducirse disminuyen proporcionalmente por lo tanto, después de producirse este cambio de fondo, los genes para el color claro pasan en menor número a la generación siguiente.

Se puede formular la hipótesis de que las formas melanínicas de las polillas pintadas aparecieron originalmente por una mutación del gene que controla la coloración. Esta mutación fue desventajosa al principio, porque el fondo ligeramente coloreado y la selección natural no fueron favorables para ella. Sin embargo, por medio de los cambios en el ambiente debidos al crecimiento industrial, los mutantes fueron favorables. El resultado fue que los genes melanínicos se extendieron a través de la población como se muestra en la Fig. 19-6. Ahora, la forma melanínica ha reemplazado a la forma clara en ciertas áreas, indicando que la primera posee



una mayor ventaja selectiva. La hipótesis anterior puede ahora servir de base a una predicción, en la siguiente forma:

Hipótesis: *Si...* la selección natural favorece las polillas más oscuras en las regiones industriales y las polillas claras en las regiones no industriales, ...

Predicción: *entonces...* al liberar un número igual de formas claras y formas oscuras en ambas regiones, y recapturar las sobrevivientes después de un período de tiempo determinado, se deben mostrar cambios definitivos. En las regiones industriales se deben recobrar muchas más formas oscuras que formas claras; en las áreas no industriales sería al revés.

A principios de 1950 se diseñó un experimento para probar si en realidad la forma oscura era selectivamente favorecida en las regiones industriales en comparación con las regiones no industriales. Se dejaron crecer en el laboratorio formas claras y oscuras de la polilla y se liberaron en gran número en cada clase de ambiente. Antes de liberarlas, las polillas fueron cuidadosamente marcadas con pintura usándose un color distinto para cada día de la semana. En esta forma era posible determinar cuándo se había liberado cada polilla y por cuánto tiempo había sobrevivido. Otras especies de polillas fueron también liberadas.

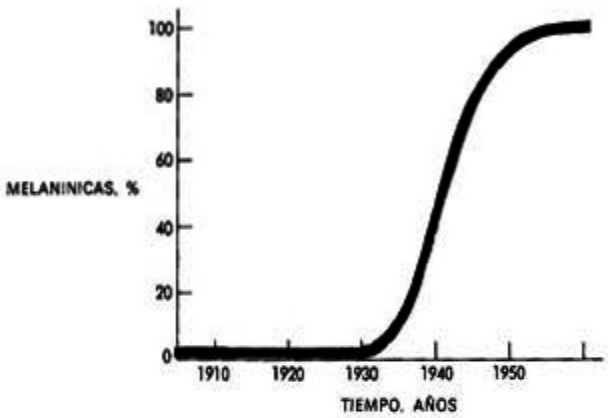


FIG. 19-6. Gráfica que muestra el aumento de polillas melanínicas (medidas como porcentaje de población en un área dada) en un período de varios años. La mutación de los genes responsables de esta variedad probablemente ocurre una vez en cien mil casos. Puesto que este gene tiene una ventaja selectiva en áreas industriales, éste «se apodera» de la población en un tiempo relativamente corto. La velocidad de aumento en el porcentaje de polillas melanínicas es mucho más grande que la que ocurre en la mayoría de los casos de desviación en la frecuencia genética. (Adaptado de *Scientific American*, marzo de 1959, p. 51.)

El experimento continuó por un cierto período de tiempo; luego se colocaron grandes linternas en los bosques durante la noche y se recapturaron las polillas sobrevivientes. La tabla 19-1 muestra los resultados, tabulados como porcentaje de polillas recapturadas. Estos datos muestran que aunque las dos formas sufren depredación en cada región, la mayor cantidad de formas oscuras sobreviven en las regiones industriales, y la mayor cantidad de formas claras sobreviven, en las regiones no industriales. Es claro que la diferencia en la pigmentación en las dos variedades de polillas es adaptativa a sus respectivos ambientes. Por lo tanto, la verificación anterior apoya la hipótesis de que la selección natural parece favorecer las formas oscuras en las regiones industriales y las formas claras en las regiones no industriales.

TABLA 19-1

AREA	PORCENTAJE DE POLILLAS RECAPTURADAS	
	FORMAS OSCURAS	FORMAS CLARAS
BOSQUES DORSET (NO INDUSTRIALES)	6,3	12,5
BIRMINGHAM (INDUSTRIAL)	27,5	13

Este ejemplo de melanosis ilustra cómo, por un cambio en el ambiente, un organismo previamente no adaptado (la forma oscura) se convierte en el *mejor* adaptado. De la misma manera, este cambio hizo que una forma bien adaptada (la polilla de color claro) se convirtiera en una forma *menos* adaptada. El gene mutante para

melanosis no apareció como respuesta a los cambios en el ambiente. Siempre había existido en un pequeño porcentaje de la población. La expansión del gene fue posible solamente cuando las condiciones cambiantes favorecieron a aquellos organismos que lo llevaban. En términos darwinianos es la naturaleza del ambiente la que actúa como «el agente selector».

19-4 EL CONCEPTO DE POBLACION EN EVOLUCION

Una de las contribuciones más importantes de la teoría evolutiva moderna proviene del campo de la genética. La genética ha mostrado cómo se originan las variaciones y cómo se realizan las recombinaciones de características, y ha provisto los medios para tratar la evolución a un *nivel de población*. Esta última contribución es de gran importancia para una cabal comprensión de los mecanismos de la selección natural.

La **genética de poblaciones** es el campo de la Biología que estudia la composición genética de las poblaciones de animales o de plantas. La población misma llega a ser la unidad básica del estudio biológico, en lugar de ser las células individuales, o los organismos.

¿Cómo es posible describir la constitución genética de una población completa? Esto no es tan difícil como lo parece. En primer lugar, las características genéticas de una población, se pueden tratar como la suma de los genotipos de todos los miembros individuales. Se puede hablar entonces de un **patrimonio genético** de una población. Las características únicas de este patrimonio genético están determinadas por el número y tipo de cada alelo encontrado en la población.

En segundo lugar, la genética de poblaciones utiliza métodos estadísticos. Las variaciones individuales en organismos no entran en juego a menos que una variación dada llegue a ser estadísticamente significativa. Solamente si hay un número suficiente de organismos que tengan las mismas variaciones en una generación dada, aparecerá esta variación como un cambio definitivo y al azar en la composición del patrimonio genético. Estos métodos de análisis son especialmente importantes cuando se estudian cambios genéticos relacionados con procesos de evolución.

La selección natural, operando en organismos individuales, trae finalmente cambios en la composición del patrimonio genético, al cual contribuyen estos organismos individuales. El patrimonio genético de una población se divide en cada generación y se parcela entre los nuevos miembros individuales (es decir, los descendientes). Inevitablemente, en cada generación ocurren nuevas mutaciones o combinaciones de genotipos que se expresan como fenotipos individuales específicos. Como un resultado de la selección natural, ciertos genotipos dejarán más descendencia que otros. Ciertos genes pasarán a la siguiente generación en un número mayor, otros en número menor. La composición de este patrimonio genético cambiará de acuerdo con esto.

En el patrimonio genético de una población funcionan dos factores opuestos. Uno, es la selección natural, que tiende a alterar la composición del patrimonio de una generación a otra. El otro factor está expresado por el concepto de **equilibrio**

genético, que sostiene que bajo condiciones muy específicas la proporción entre varios alelos en una población tiende a permanecer constante de una generación a otra. Este concepto se aplica sin importar la proporción de genes en la población inicial. La idea de equilibrio genético fue introducida en la Biología en 1908 por G. H. Hardy, un matemático inglés y W. Weinberg, un físico alemán; por esto se conoce a veces como la ley de Hardy-Weinberg. Sin embargo, a pesar de que algunas veces se piensa (no por biólogos) que los genes recesivos deben finalmente desaparecer de una población, de acuerdo con el concepto del equilibrio genético, esto no es necesariamente lo que ocurre. Por ejemplo, a pesar del hecho de que los ojos azules son recesivos, y los castaños dominantes, el número de personas con ojos azules en la población humana permanece relativamente constante de una generación a otra.

Anteriormente se mencionó que el equilibrio genético se mantendría en una población *solamente* bajo condiciones muy específicas. Estas condiciones se enumeran a continuación.

1) *El apareamiento en una población debe ser al azar,* es decir, cada fenotipo debe tener una oportunidad igual de reproducirse. Si éste no es el caso —si un cierto fenotipo macho es preferido más por las hembras que otro—, entonces los machos favorecidos dejarán más descendencia. Por ejemplo, si las aves hembras de una determinada especie siempre buscan los machos con plumas rojas, el gene que produce este fenotipo se extenderá más en la población.

2) *Todos loa apareamientos deben dejar, en promedio, el mismo número de descendientes.* De nuevo, si éste no es el caso —si el apareamiento entre dos fenotipos determinados da constantemente menos descendencia—, los alelos de estos fenotipos disminuirán en número en cada generación. Tomemos como ejemplo una población de conejillos de Indias. Si los cruces entre dos padres blancos siempre producen menos descendencia por camada que los apareamientos entre dos negros, el número de alelos para color blanco disminuirá en las generaciones sucesivas.

3) *La población deber ser lo suficientemente grande para que las variaciones de probabilidad en número pequeño de organismos no afecte estadísticamente el promedio.* En una población pequeña el efecto de mutaciones al azar o de inmigraciones o emigraciones de unos pocos organismos pueden producir cambios estadísticamente significativos en las proporciones de los genes. Para hacer una analogía, si un alumno pierde el curso, este hecho afecta más el promedio en una clase de tres alumnos que en una de 30 (ver el Capítulo 5).

4) *La velocidad de mutación debe haber adquirido su propio equilibrio.* Esto significa que la frecuencia con la cual A varía a a, debe ser igual a la frecuencia con la cual a varía de nuevo a A. Como un resultado, la razón general de A a a no cambiará de una generación a la siguiente.

Los factores que se acaban de mencionar representan *condiciones ideales* que muy rara vez se obtienen en poblaciones naturales. Sin embargo, hasta donde es posible que ocurran, sí tienden a controlar o balancear las fuerzas opuestas del apareamiento selectivo, selección natural, tamaño pequeño de poblaciones o mutación. La siguiente sección se dedicará a un estudio de un caso que muestra cómo las fuerzas de la selección natural y el equilibrio genético interaccionan en una población natural.

19-5 SELECCION NATURAL Y CAMBIOS EN LA FRECUENCIA DE LOS GENES

Aunque muchos factores sirven para perturbar el equilibrio genético de una población, tal vez ninguno es tan importante como el efecto combinado de la mutación y la selección natural. Una condición humana conocida como anemia falciforme ilustra cómo puede ocurrir esto en poblaciones naturales. Esta condición existe sobre todo entre los negros y afecta la capacidad que tienen los glóbulos rojos sanguíneos para transportar oxígeno. La bioquímica y la genética de la anemia falciforme se ha estudiado cuidadosamente en recientes años. Parece ser que la mutación de un gene para hemoglobina normal produce una ligera modificación de una porción de la molécula de hemoglobina. La mutación se puede representar así:

$Hb^A \longrightarrow H,$

en donde Hb^A indica la hemoglobina normal y Hb^S la hemoglobina para anemia falciforme.

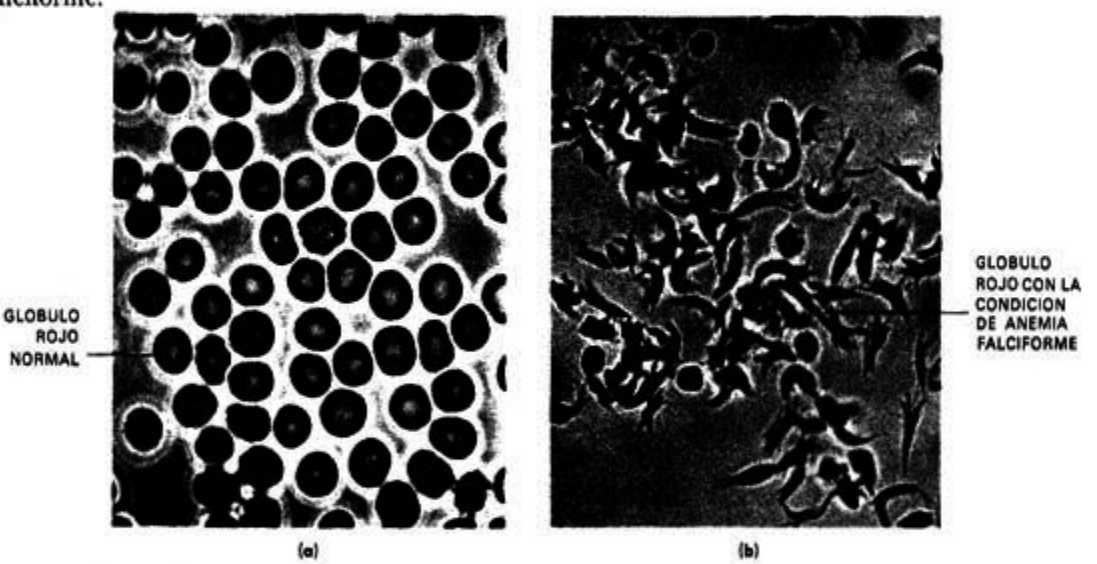


FIG. 19-7. (a) Glóbulos rojos normales y (b) células que tienen anemia debido a la baja presión de oxígeno. La apariencia notoria que diferencia las células en (b) ha originado el nombre de esta enfermedad. (Foto cortesía del Dr. A. C. Allison.)

Cuando baja la tensión de oxígeno en la sangre, las moléculas Hb^S se doblan o colapsan. El resultado es que los glóbulos rojos, compuestos casi en un ciento por ciento de hemoglobina, también colapsan. El cambio en la forma de las células es una manera de diagnosticar la enfermedad (Fig. 19-7). Cuando ocurre este colapso, es muy difícil que las células afectadas tomen oxígeno en los pulmones y lo transporten a los tejidos. En muchos casos, los resultados son la falta de actividad y aun la muerte.

Si *s* representa el gene para anemia falciforme, y *S* su alelo normal, véase cómo la selección natural actúa en esta población de genes. Con estos dos alelos, son po-

sibles tres combinaciones: *ss* (individuos con anemia falciforme), *Ss* (individuos con la característica de anemia falciforme en una forma benigna) y *SS* (individuos con hemoglobina normal). Los alelos de anemia falciforme muestran dominación incompleta; por lo tanto, cada uno de los genotipos también muestran un fenotipo característico. Las personas homozigotas para el gene de anemia falciforme generalmente mueren muy jóvenes y, por lo tanto, dejan poca descendencia, si es que la dejan. Las personas heterozigotas para anemia falciforme, generalmente llegan a la madurez sexual, puesto que esta condición las afecta solamente en casos de ejercicio extremo o grandes elevaciones.

J. V. Neel y otros han estudiado la frecuencia de estos tres genotipos entre los negros americanos. Se sabe que la frecuencia del alelo *S* es 0,05, mientras que la del *s* es 0,95*. De acuerdo con el equilibrio de Hardy-Weinberg, debemos esperar que estas frecuencias permanezcan constantes de una generación a otra. Sin embargo, la selección natural es sumamente desfavorable para los individuos con el genotipo *ss*. Se ha estimado† que un niño que nace con anemia falciforme tiene solamente 1/5 de las oportunidades que tiene un niño sano de sobrevivir hasta la madurez sexual. Esto indica que, en términos amplios, el 80% de los genotipos *ss* no pueden pasar de la infancia o de la niñez.

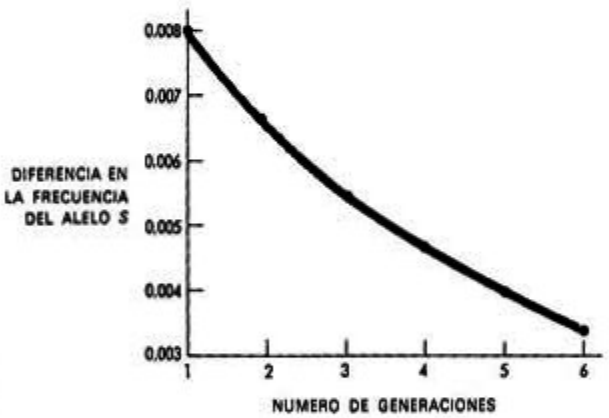


FIG. 19-8. Gráfica de las diferencias en frecuencia del alelo *s* en generaciones sucesivas.

Por lo tanto, la selección natural limita el número de genes mutantes *s* que pasan a la siguiente generación. Si la frecuencia de *s* es 0,05 en una generación, entonces se reducirá en un 16% en la siguiente generación; la frecuencia desciende entonces de 0,05 a 0,042 en una generación. (La cifra de 16% es tomada de cálculos basados en registros médicos de proporción de mortalidad entre individuos *ss*). La Fig. 19-8 representa diagramáticamente la «disminución» teórica como efecto de la selección natural en este caso. Nótese que la *velocidad* con la cual el alelo mutante *s* se elimina de la población llega a ser ligeramente menor en cada generación. Cuanto menos alelos *s* haya en la población, menor será la probabili-

* En otras palabras el gene *s* representa el 5 % del patrimonio genético para este alelo, y *S* un 95 %.
† A.C. Allison «Sickle Cells and Evolution.» *Scientific American*, agosto de 1956, pp. 87-94.

dad de que se unan para formar un homozigote letal *ss*. Por consiguiente, la selección contra un gene determinado puede reducir la frecuencia con la cual ocurre en las poblaciones. Sin embargo, puesto que la velocidad de descenso se hace menor en cada generación, generalmente se necesita mucho tiempo para eliminar efectivamente un gene desfavorable de la población.

El caso de la anemia falciforme ilustra muy bien cómo las frecuencias de los genes varían debido a las diferencias en las condiciones del medio. La frecuencia del gene *s* es mucho mayor en ciertas partes de Africa que en otras partes del mundo. Las investigaciones han mostrado que las áreas en las cuales el gene para anemia falciforme es más frecuente son también áreas de alta incidencia de malaria. Se ha descubierto que el transportador heterozigote *Ss* posee mayor resistencia selectiva a la malaria que los individuos homozigotes que no tienen anemia*. De aquí que, en las áreas en las cuales existe malaria, la característica heterozigota para anemia falciforme tiene un gran valor adaptativo para el individuo que la posee. La desventaja de la característica de anemia falciforme es más que compensada por la mayor resistencia a la malaria.

Lo mismo que en las polillas melanínicas, desde luego, la características para anemia falciforme es selectivamente desventajosa bajo una serie de condiciones, pero ventajosa bajo otras. Por lo tanto, la selección natural tiende a preservar tanto los alelos *s* como los *S* en la población. Cualquier homozigote tiene una desventaja definitiva en las regiones infestadas por malaria. De este modo, la superioridad del heterozigote impide que la frecuencia de cada alelo descienda a un nivel demasiado bajo.

19-6 SELECCION SEXUAL

En ediciones posteriores del *Origen de las especies*, Darwin dio una gran importancia a la idea de selección sexual. De acuerdo con su concepto, la hembra o el macho (dependiendo de la especie) selecciona su compañero en base a ciertos criterios definidos, como son la coloración o el comportamiento. Darwin sostuvo que el macho o la hembra de una especie siempre seleccionaría un compañero que poseyera ciertas características específicas. Por consiguiente, la selección sexual es, pues, un caso especial de selección natural. Sin embargo, si se toma como una idea independiente, ésta ayudará a explicar cómo pueden tener un valor adaptativo ciertas características como las plumas de los pavos reales o la extravagante pluma de la cola del ave del paraíso.

---

* La forma en la cual la característica de anemia falciforme confiere resistencia a la malaria, parece ser así. La fase infecciosa del protozoo malárico entra a los glóbulos rojos en la forma de un parásito. La actividad metabólica del protozoario utiliza el oxígeno, por lo tanto, reduce la tensión de oxígeno dentro de la célula (es decir, la cantidad de oxígeno). Las moléculas de hemoglobina para anemia falciforme colapsan cuando la tensión de oxígeno baja, por lo tanto, hacen que todo el glóbulo rojo se doble hacia adentro, asumiendo la forma falciforme. Las células así dobladas, con los protozoarios parásitos dentro de ellas, son destruidas más rápidamente por los fagocitos. De este modo, se impide que los parásitos maláricos se rieguen por la corriente sanguínea.

En estos casos están funcionando dos presiones opuestas de selección. La selección sexual tiende a favorecer cualquier modificación que aumente la atracción de un sexo por el otro. La selección natural trabaja por la supervivencia, favoreciendo cualquier modificación que haga al organismo menos visible para sus enemigos. Si la desventaja de ser descubierto fácilmente por depredadores compensa el aumento en la productividad, producido por una coloración brillante, se favorecerá esta última característica. Como consecuencia, los genes para coloración aumentarán en la población. Sin embargo, en el momento en que el balance pase hacia el lado opuesto (es decir, en el momento en que el animal sea una presa muy fácil) se favorecerán los genes que reduzcan la coloración.

FIG. 19-9. La gráfica muestra los resultados de una selección sexual en un cultivo de *Drosophila*. Puesto que las hembras prefieren los machos de ojos rojos a los machos de ojos blancos, los machos de ojos rojos dejan un número mayor de descendencia total en cada generación. El recipiente de cultivo contenía originalmente igual número de machos de ojos rojos y machos de ojos blancos; se puede ver fácilmente el descenso en el porcentaje del genotipo de ojos blancos.

Los datos obtenidos en la Fig. 19-9 muestran un ejemplo vívido de selección sexual en una situación controlada en el laboratorio. Al principio de este experimento, se organizó una población de *Drosophila* en la cual los porcentajes iniciales de genes para ojos blancos (w) y para ojos normales (W) eran conocidos. Este gene está ligado al sexo, por consiguiente, en gran parte solamente los machos mostrarán la característica de ojos blancos. Las hembras *Drosophilas* se parean más rápidamente con machos de ojos rojos que con machos de ojos blancos. En otras palabras, muestran una *preferencia* por los machos de ojos rojos. En este caso, la selección sexual opera en el sentido de reducir el número de genes w que pasan a cada generación sucesiva. Por lo tanto, el porcentaje de individuos que llevan este gene, disminuye correspondientemente después de algunas generaciones

19-7 EL PAPEL DEL AISLAMIENTO EN EL ORIGEN DE LAS ESPECIES

Generalmente las especies no se originan de especies anteriores de un solo salto. Una nueva variación en una parte de la población no hace que algunos de estos organismos formen una nueva especie. Una especie puede sufrir cambios continuos a medida que las nuevas variaciones permitan una mejor adaptación al medio. Sin embargo, la hipótesis es que si una especie debe dar origen a dos o más especies, se deben **aislar** de alguna manera las diversas partes de estas poblaciones —es decir, se debe impedir que dos o más segmentos de una población se crucen entre sí, de tal manera que se suspenda el «flujo genético» entre las dos partes de la población original. Esta hipótesis origina las siguientes predicciones:

Hipótesis: *Si...* el aislamiento es necesario para que de una población se originen dos o más especies, ...

Predicción: *entonces...* se esperaría encontrar en la naturaleza que dos (o más) poblaciones divergentes estén separadas la una de la otra por algún tipo de barrera.

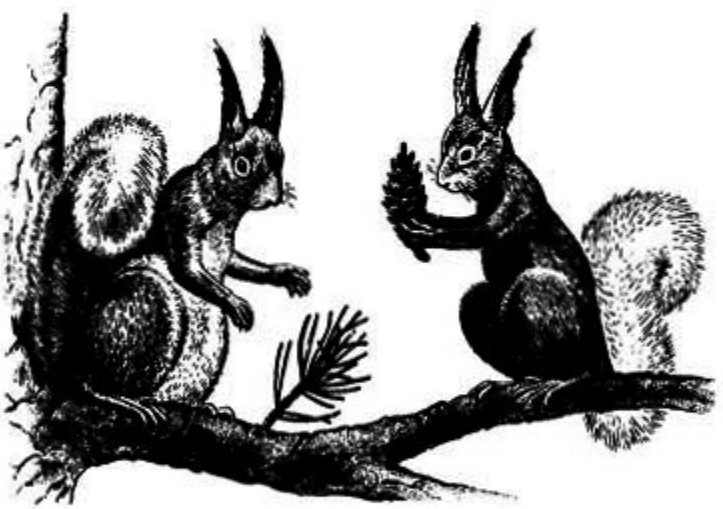


FIG. 19-10. Las ardillas Abert (izquierda) habitan la margen sur del Gran Cañón, y las ardillas Kaibab (derecha), la margen norte. Las diferencias anatómicas indican que estas dos poblaciones han divergido de un antecesor común. (Dibujado con permiso de G. G. Simpson, C. S. Pittendrigh y L. H. Tiffany, *Life: An Introduction to Biology*. New York: Harcourt, Brace & World, Inc., p. 430.)

La evidencia muestra que todos los casos conocidos de divergencia (a menos que hayan ocurrido hace tanto tiempo que la geografía de la región haya cambiado) han estado relacionadas con alguna forma de aislamiento. Un ejemplo demostrará que esta predicción se puede verificar.

Hay dos poblaciones de ardillas de orejas puntiagudas que habitan las márgenes norte y sur del Gran Cañón (Fig. 19-10). Estas ardillas son muy parecidas; sin embargo hay diferencias visibles entre ellas. Las dos poblaciones de ardillas se consideran especies distintas porque a pesar de que en el laboratorio se pueden hibridizar, el flujo genético entre las dos poblaciones no existe o es muy bajo.

Parece claro que tanto la ardilla Abert (orilla sur) como la Kaibab (orilla norte), se originaron, en el pasado, de una misma población. Aparentemente ésta fue una

población que se cruzaba libremente y que habitaba toda la región representada ahora por las márgenes norte y sur. Al ampliarse el cauce del río Colorado, con la subsecuente formación de cañones profundos, se creó una barrera geográfica que previno efectivamente el flujo genético entre los grupos de organismos separados.

No todas las barreras geográficas son tan espectaculares como el Gran Cañón. La aparición de áreas pantanosas entre dos habitats pueden ser una barrera efectiva. La pregunta es: ¿en qué forma el aislamiento produce nuevas especies? Seguramente la separación de las poblaciones originales de las ardillas de orejas puntiagudas por el río Colorado no produjo automáticamente dos especies.

Una vez que la población original se divide en dos porciones aisladas, los tipos de variación que ocurren en cada una de ellas inevitablemente serán diferentes. Cuando el efecto de estas variaciones comienza a hacerse visible, decimos que ha empezado la **divergencia** evolutiva. La divergencia no representa el origen de una nueva especie. Es solamente el primer paso. Si por alguna razón las dos poblaciones se vuelven a unir después de unas pocas generaciones, las diferencias anatómicas y fisiológicas acumuladas, generalmente no son lo suficientemente grandes para prevenir el apareamiento entre ellas.

Sin embargo, cuando la divergencia ha continuado por muchas generaciones, las diferencias acumuladas pueden impedir el cruzamiento. Una vez que se ha alcanzado este estado, se puede decir que ha ocurrido una **especiación.** Es obvio que no hay división clara entre el fin de la divergencia y el principio de la especiación. Los términos son solamente convenientes para designar amplios períodos en el desarrollo evolutivo.

La especiación en las ardillas de orejas puntiagudas probablemente principió como un resultado del aislamiento geográfico. En general, dos o más especies se originan de una especie anterior solamente después de algún tipo de separación física de la población original en grupos pequeños. Entonces, una vez que el aislamiento geográfico ha permitido que ocurran la divergencia y la especiación, entran a actuar un sinnúmero de otros mecanismos aisladores. Esto impide que las dos especies se crucen, aunque las poblaciones se junten de nuevo. No todos estos mecanismos operan en todos los casos, pero sirven para fortalecer los límites entre las especies. Los mecanismos aislantes son más evidentes como tales cuando dos especies similares viven juntas en la misma área geográfica.

Algunos de estos mecanismos aislantes, comunes en la naturaleza, son los siguientes:

1) *Aislamiento estacional.* Aunque dos poblaciones de organismos puedan habitar en la misma región geográfica, sus períodos reproductivos pueden ocurrir en diferentes estaciones del año. El resultado es que los miembros de una población no pueden parearse con los miembros de la otra, aunque sea posible el contacto físico entre los dos. Este tipo de aislamiento es común especialmente en las plantas, pero se encuentra también en ciertos tipos de insectos y caracoles.

2) *Aislamiento ecológico.* Si dos poblaciones son capaces de parearse, pero no lo hacen porque viven en nichos ecológicos diferentes, se dice que están aisladas ecológicamente. Por ejemplo, dos poblaciones de cervatillos, *Peromyscus,* son capaces de entrecruzarse en el laboratorio.

Una población viene del bosque y otra de un hábitat en un campo cercano. En la naturaleza, cada población permanece casi completamente dentro de su propio nicho. La población del bosque, si acaso entra en el campo, lo hace muy rara vez, y viceversa. En esta situación, la divergencia ha llegado a un punto en el que las dos poblaciones están muy cerca de convertirse en especies diferentes.

3) *Aislamiento fisiológico.* Probablemente las primeras diferencias que comienzan a aparecer en poblaciones aisladas geográficamente son fisiológicas. De acuerdo con la idea de que los genes producen enzimas, los pequeños cambios en el código genético se pueden mostrar primero como cambios en las moléculas de enzimas. Estos cambios no necesitan ser lo suficientemente grandes para producir variaciones externas notorias (fenotípicas) y generalmente no impiden el apareamiento cuando las poblaciones se vuelven a unir. Sin embargo, si los cambios se conectan de algún modo con la química de los gametos mismos o de fluidos seminales, se puede impedir la fertilización. En los erizos de mar, por ejemplo, las diferencias bioquímicas permiten que los espermatozoides de una especie tengan un éxito mayor con los huevos de su propia especie que con huevos de una especie diferente. Estas diferencias fisiológicas previenen o inhiben muchísimo el éxito de la hibridación.

4) *Aislamiento de comportamiento.* Se sabe que en muchos animales se heredan las características específicas de comportamiento. Los patrones de comportamiento que tienen relación con el apareamiento son especialmente importantes en la evolución. En ciertos pájaros, peces e insectos, el macho y la hembra de una especie dada, llevan a cabo rituales de corte altamente específicos y elaborados. Los pájaros machos pueden volar siguiendo un patrón preciso, desplegando sus plumajes y esperando atraer una hembra determinada. Una vez que la hembra se interesa, el macho comienza un nuevo ritual de comportamiento que al fin lo lleva a la copulación.

Cuando se dejan crecer aves en completo aislamiento, se puede notar que estos patrones son genéticos, es decir, están dentro de cada organismo. En estos casos los pájaros jóvenes no tienen oportunidad de aprender las formas rituales de los miembros viejos de su especie. El hecho de que cada pájaro aislado todavía lo ejecute de acuerdo con el patrón exacto de comportamiento de los otros miembros de su especie, apoya la hipótesis que propone ciertas bases genéticas para esta actividad.

El cortejo en muchas especies de peces demuestra que los patrones de comportamiento pueden servir como mecanismos aislantes. El macho gasterosteo de tres espinas (género *Spinachia)* construye su nido adherido a plantas acuáticas. Luego, llevando a cabo una serie de movimientos natatorios en zig-zag, induce a la hembra de su especie a poner huevos en el nido. Los movimientos de natación son altamente específicos. Si el macho no lleva a cabo el ritual preciso, la hembra, inmediatamente, pierde interés y se aleja.

En muchos de los ríos en donde viven los gasterosteos de tres espinas, también hay una segunda especie, los gasterosteos de diez espinas. Cuando los machos de esta especie cortejan las hembras, los patrones de comportamiento son un poco diferentes a los que se han descrito anteriormente. En lugar de llevar a cabo una

danza en zig-zag, el macho gasterosteo de diez espinas se balancea verticalmente en el agua, saltando hacia arriba y hacia abajo enfrente de la hembra. El número de balanceos y la posición del macho son extremadamente importantes en la producción de la oviposición como respuesta de la hembra. En ambas especies el comportamiento del macho origina una acción refleja en la hembra. En cierta forma se desconoce aún si esta vía refleja, tanto en el macho como en la hembra, está determinada por el conjunto genético del individuo. Si el macho gasterosteo de tres espinas corteja una hembra gasterostea de diez espinas, la hembra no muestra la respuesta de oviposición. La hembra parece perder interés tan pronto como el macho comienza la danza en zig-zag que no es familiar. Esta divergencia en patrones de comportamiento sirve como un mecanismo efectivo de aislamiento. La divergencia de algún pez ancestral permitió que se desarrollaran los dos patrones de comportamiento; la especiación se ha realizado, y el cruce entre ellos se ha hecho difícil o imposible.

19-8 MIGRACION Y GENETICA A LA DERIVA

La migración de organismos de una población a otra puede introducir nuevos alelos en el patrimonio genético de una población. Si estos nuevos alelos tienen menos valor de supervivencia que los que están ya presentes, no se extenderán a través de la población. En este caso no se cambia la frecuencia genética original de la población. Sin embargo, si los nuevos alelos son, en alguna forma, más adaptables, tenderán a expandirse en la población. A medida que aumenta la frecuencia de estos genes, la frecuencia de los otros alelos debe disminuir. De esta manera, la migración *hacia* una población establecida puede causar una desviación en la frecuencia de los genes.

Una situación algo diferente puede resultar cuando un grupo de organismos migran *fuera* de una población, hacia un nuevo territorio no ocupado. Por ejemplo, se piensa que los mamíferos se originaron hace unos 165 millones de años a partir de una migración de pequeños reptiles desde los pantanos bajos hacia las tierras altas. Esta **población fundadora,** como se les llama a los emigrantes, fue un pequeño grupo proveniente de la población original de reptiles. Como generalmente sucede con las poblaciones fundadoras, se trataba de individuos que no podían competir exitosamente en el medio original. El patrimonio genético y la frecuencia genética de una población fundadora son aptos para diferenciarse un poco de la población generadora. A menudo los efectos de un nuevo medio producen un aumento de estas diferencias. Si se mantiene el aislamiento entre la población fundadora y la población generadora, la población fundadora puede finalmente surgir como una especie diferente.

Si el tamaño de una población llega a ser muy pequeño, las frecuencias genéticas también pueden variar. Cuando hay muy pocos organismos que se aparean, se puede aumentar muchísimo el efecto de una mutación o aberración cromosómica y recombinación. Si hay una mutación en uno de los organismos de una población de cincuenta, su frecuencia es mucho mayor desde el principio que si la mutación toma lugar en una población de 1.000 ó 10.000. A menudo el resultado de esto

es establecer ciertos alelos con una frecuencia mucho mayor que la que podría ocurrir en una población más grande. Esta tendencia se llama a veces **genética a la deriva.**

Hasta cierto punto, la genética a la deriva depende del azar. Un alelo determinado se puede llegar a fijar en una población mediante una mutación al azar ocurrida en un tiempo específico. O puede también establecerse porque, por azar, un cierto grupo de organismos en la población sobrevive, mientras que otros grupos no.

La Fig. 19-11 muestra un cambio en la frecuencia de un gene determinado en una población pequeña. Esta gráfica muestra que a través del tiempo, el gene *A* elimina completamente a su alelo *a*, al obtener una frecuencia de 1,0 (es decir, que está presente en un ciento por ciento de la población). Esto se puede considerar un ejemplo de genética a la deriva. Por medio de la «fijación» de ciertos genes en la población, la genética a la deriva tiende a reducir la cantidad de variación que ocurre.

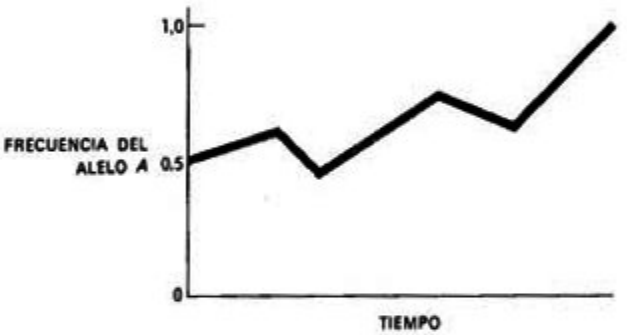


FIG. 19-11. Gráfica que muestra los cambios en la frecuencia de un alelo dado a través del tiempo. Las fluctuaciones al azar en varias épocas representan los grandes cambios que ocurren en pequeñas poblaciones. La genética a la deriva no tiene una «dirección» específica. Sin embargo, en poblaciones pequeñas, la muerte accidental de aun pocos organismos, o la aparición de una nueva mutación, puede producir una variación definitiva en las frecuencias.

Hay un debate entre los biólogos sobre si la genética a la deriva juega un gran papel en la mayor parte de las situaciones evolutivas. En el pasado, hubo la tendencia de explicar muchos cambios en la frecuencia genética atribuyéndolos a la genética a la deriva, cuando en realidad el factor responsable era la selección natural. Sin embargo, hay poblaciones en las cuales el número de organismos reproductores es inferior a 50. Por ejemplo, la última vez que se contaron (1962) había 32 grullas en existencia. En una población de este tamaño la variación genética puede ser un factor importante en la evolución. Sin embargo, podríamos decir con certeza que en la evolución de poblaciones de término medio, tanto de animales como de plantas (formadas por varios miles de individuos) la genética a la deriva, en general es un factor sin importancia.

19-9 RADIACION ADAPTATIVA: OPORTUNIDAD EVOLUCIONARIA Y EXPLOTACION

Todos los organismos están adaptados a un medio particular, pero algunos están mejor adaptados que otros, a medios específicos, o a nichos dentro del ambiente. Cuando una población se torna demasiado grande, es inevitable que algunos organismos, o se adapten a nuevos nichos o perezcan. Los que se dirigen hacia algún área sin ocupar, tendrán una mayor oportunidad de sobrevivir. La selección

natural favorece los organismos que pueden explotar (es decir, aprovechar) nichos nuevos en los cuales hay menos competencia. Por ejemplo, si el organismo tiene alguna variación al azar que le permita utilizar una fuente de alimentos que no pueden usar otros miembros de la población, él podrá explotar este nuevo nicho. El organismo ha aprovechado una oportunidad. Desde luego, la naturaleza premia la habilidad de un organismo para aprovechar, al máximo, las nuevas oportunidades.

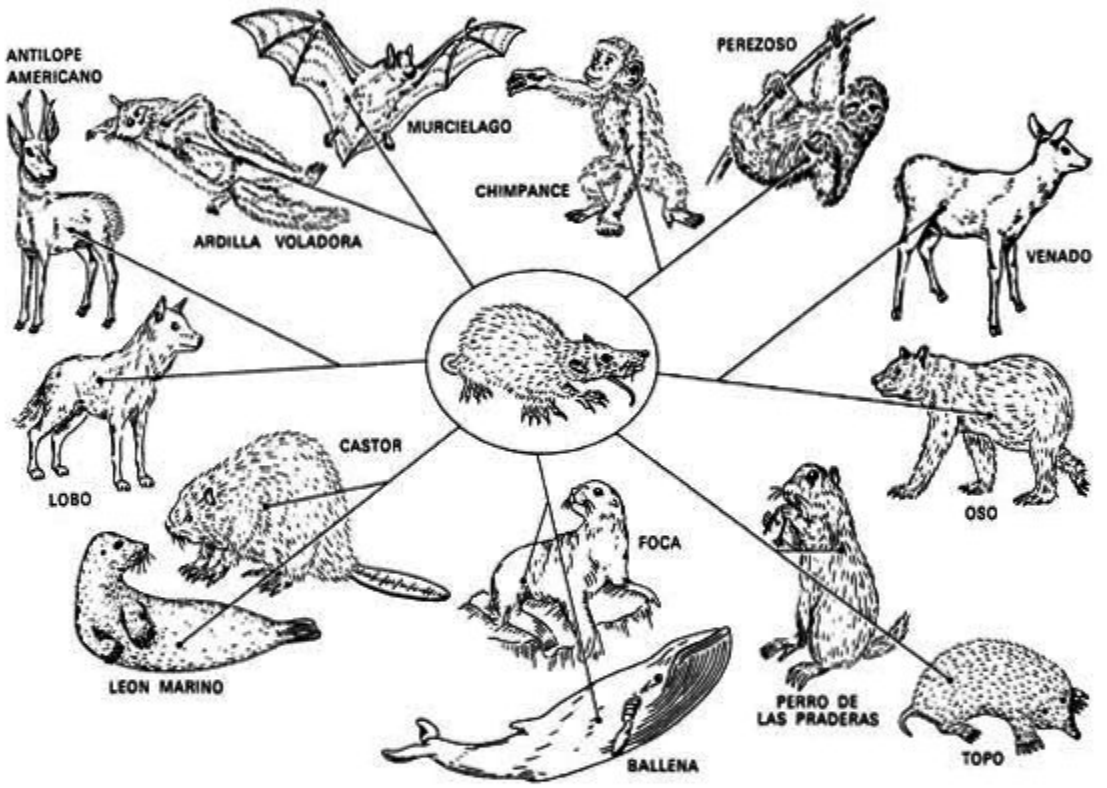


FIG. 19-12. Radiación adaptiva en los mamíferos. Todas las formas variadas de mamíferos que viven hoy se desarrollaron de un antecesor parecido al organismo que se muestra en el centro del diagrama. Los mamíferos se han extendido ampliamente, invadiendo y explotando los diversos nichos ecológicos.

Cuando una especie nueva se introduce en un área nueva, tiende a expandirse y a ocupar tantos habitats diferentes como le es posible. Con el tiempo, una especie única dará origen, desde luego, a una variedad de formas, cada una adaptada a través de la selección natural a un nicho determinado. Esta evolución de una sola especie ancestral, dando origen a una variedad de tipos, es lo que se llama la **radiación adaptativa;** ésta es el resultado de la tendencia de un organismo a explotar nichos ecológicos no ocupados. En un nuevo nicho, con una competencia reducida, un organismo puede producir mucha descendencia. La selección natural favorecerá las variaciones que le permitan a esta descendencia una explotación

mejor del nicho. El resultado será una población cada vez mejor adaptada a una manera particular de vida. Las poblaciones ancestrales darán origen a un gran número de poblaciones diferentes, cada una de las cuales tiene su propia adaptación especial. En la Fig. 19-12 se puede observar un diagrama que muestra esta radiación adaptativa en los mamíferos placentarios. Esta figura representa una radiación muy extensa, que ha ocurrido en un gran período de tiempo. El resultado son unas formas modernas considerablemente diferentes del primitivo antecesor de los mamíferos.

¿Cómo ocurre esta radiación adaptativa? En 1832 Darwin visitó las Galápagos, un grupo de islas cercanas a la costa oeste de Suramérica (Sección 18-6). Allí recogió algunos especímenes de pinzones terrestres pertenecientes a la subfamilia *Geospizinae*. A pesar de que Darwin no obtuvo ninguna conclusión especial del estudio de estos pájaros, los investigadores posteriores han encontrado en ellos excelentes fuentes de datos sobre radiación adaptativa y un sinnúmero de otros principios evolutivos.

La evidencia geológica muestra que las Galápagos tienen en realidad un origen volcánico reciente (habiéndose formado hace más o menos un millón de años) y no han estado nunca conectadas a la tierra firme. Tan pronto como se desarrolló la vegetación en las islas, los animales inmigrantes tuvieron libertad de moverse en ella y ocupar los diversos nichos. Se cree que los pinzones que habitan las Galápagos hoy en día (los machos y las hembras de cada especie, se muestran en la figura 19-13) descienden de un tipo único de pinzón que migró hace mucho tiempo de la tierra hacia las islas. Aún se trató muchas veces de encontrar algún antecesor en la tierra firme, pero no se logró. Tal vez porque los pinzones ancestrales se han extinguido, o tal vez porque los pinzones de las Galápagos han divergido tanto de sus características ancestrales que hacen imposible su relación con las formas de tierra firme. En ausencia de cualquier prueba concluyente, la primera posibilidad parece la más lógica.

Un diagrama evolutivo de la radiación adaptativa de los pinzones aclaró parcialmente la forma en que probablemente ocurrió la divergencia (Fig. 19-14). Las catorce especies de pinzones que viven hoy, se pueden agrupar en dos categorías: los pinzones de tierra (género *Geospiza)* y los pinzones de árboles (género *Camarhyncus)*. Además, hay una sola especie «gorgeadora» y una especie aislada peculiar de las islas más distantes del grupo.

La Fig. 19-13 indica que la población ancestral de pinzones se dividió muy temprano en habitantes terrestres y habitantes arbóreos. Las variaciones y la selección produjeron adaptaciones no sólo en la estructura de las patas, sino también en la forma y tamaño del pico. Las semillas fueron la mayor fuente de alimentación para los terrestres, mientras que los arbóreos se alimentaban sobre todo de insectos. La competencia por alimento en estos grandes nichos produjo una mayor radiación adaptativa dentro de cada área; las seis especies de pinzones de tierra tienen preferencias ligeramente diferentes en cuanto a su dieta, aunque todos se clasifican como comedores de semillas. Por ejemplo, tres de las seis especies están especializadas para alimentarse de semillas de tamaños específicos *(G. magnirostris,* semillas grandes; *G. fortis,* semillas medianas, y *G. fuliginosa,* semillas pequeñas). Es interesante notar que estas tres formas se encuentran juntas en casi todas las islas Ga-

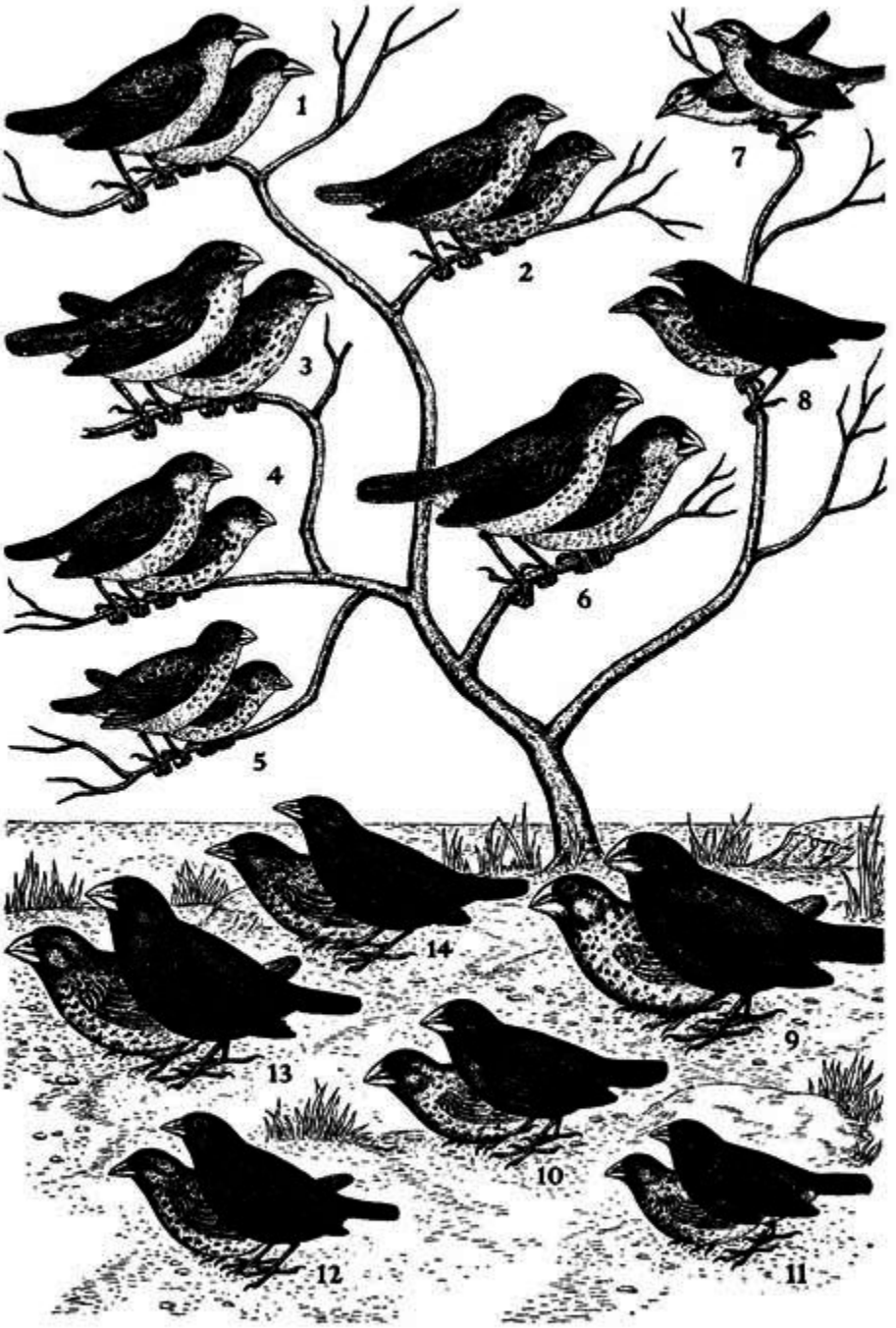


FIG. 19-13. La selección natural favorece las variaciones que permiten que cada organismo se adapte exitosamente a su propio nicho. Todos los organismos que se muestran en la figura, ocupan nichos ecológicos similares, pero cada especie ha evolucionado más para reducir la competencia dentro de su propio nicho. (De David Lack, «Darwin's Finches.» (Reproducido con permiso. Copyright © 1953 por Scientific American, Inc. Todos los derechos han sido reservados.)

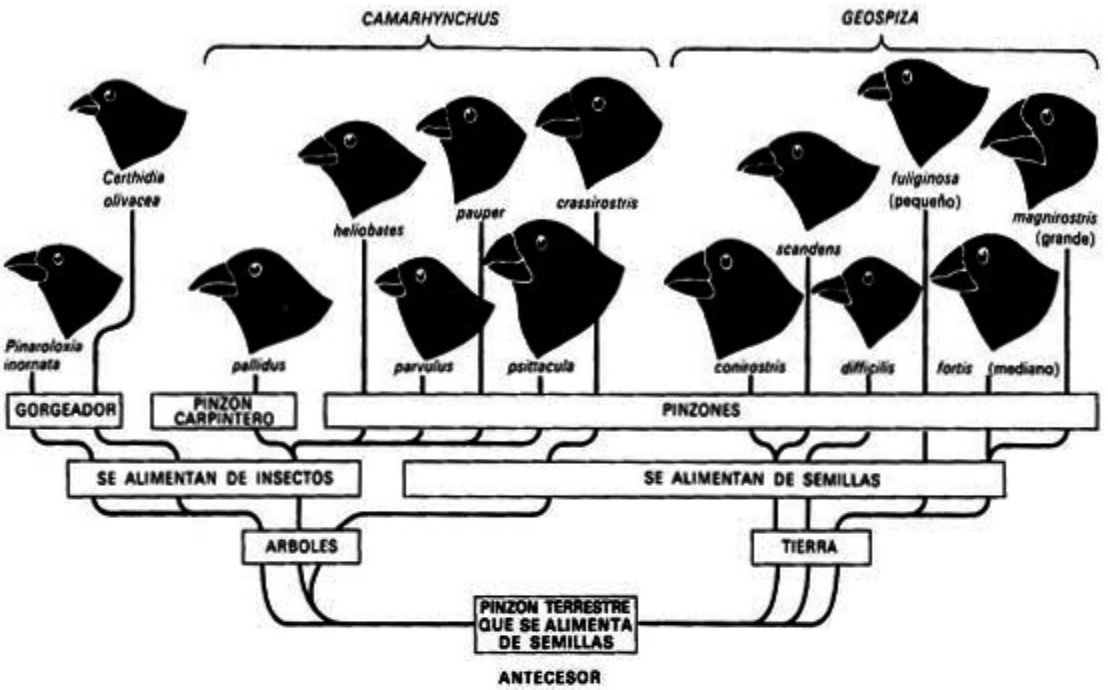


FIG. 19-14. Historia evolutiva de los pinzones en las Galápagos. Este diagrama ilustra la radiación básica que ha ocurrido en cada punto a través del tiempo. La primera radiación fue entre los dos grandes habitats: tierra y árboles. Dentro de cada una de estas áreas ha habido subradiaciones.

lápagos. Debido a que estas especies se han adaptado a tamaños específicos de semillas, se ha reducido la competencia por alimento entre ellas. Estas subradiaciones ocurrieron porque los organismos eran capaces de explotar los numerosos nichos no ocupados. Por otra parte, las otras tres especies terrestres, combinan dietas de semillas con pulpa de cactus o flores.

De los otros tres pinzones, un tipo se alimenta de semillas,mientras que el resto lo hace de insectos. Como los pinzones terrestres, los otros tres pinzones muestran mayor radiación, especialmente en el tamaño y la forma del pico. Una especie de pinzones de árboles, el *Camarhynchus pallidus*, posee un tipo de adaptación especialmente interesante. Este pájaro explota esencialmente el mismo nicho habitado en otras regiones geográficas por pájaros carpinteros. Aunque no tiene el pico duro, ni la lengua larga de los verdaderos pájaros carpinteros, este pinzón ha aprendido a utilizar la espina del cactus como pequeño palillo para sacar los insectos que se encuentran en las grietas de los árboles o debajo de la corteza (Fig. 19-15). En este caso, una adaptación en el comportamiento ha permitido que el organismo explote un nicho no ocupado.

En tierra firme de Suramérica, ninguna especie de pinzón ha sido capaz de llevar a cabo la gran radiación adaptativa que se observa en las Galápagos. Parece claro que en tierra firme la mayor parte de los nichos están ya ocupados por otros tipos de pájaros. Las formas de tierra firme no tienen la «oportunidad ecológica» que

hace posible la radiación adaptativa. En cambio, las poblaciones fundadoras que habitan las Galápagos, tienen poca competencia por otros pájaros. El resultado es que sus miembros pueden reproducirse rápidamente y extenderse para ocupar innumerables nichos. Por consiguiente, la radiación adaptativa depende parcialmente del número de nichos existentes que pueden ser ocupados por los organismos.

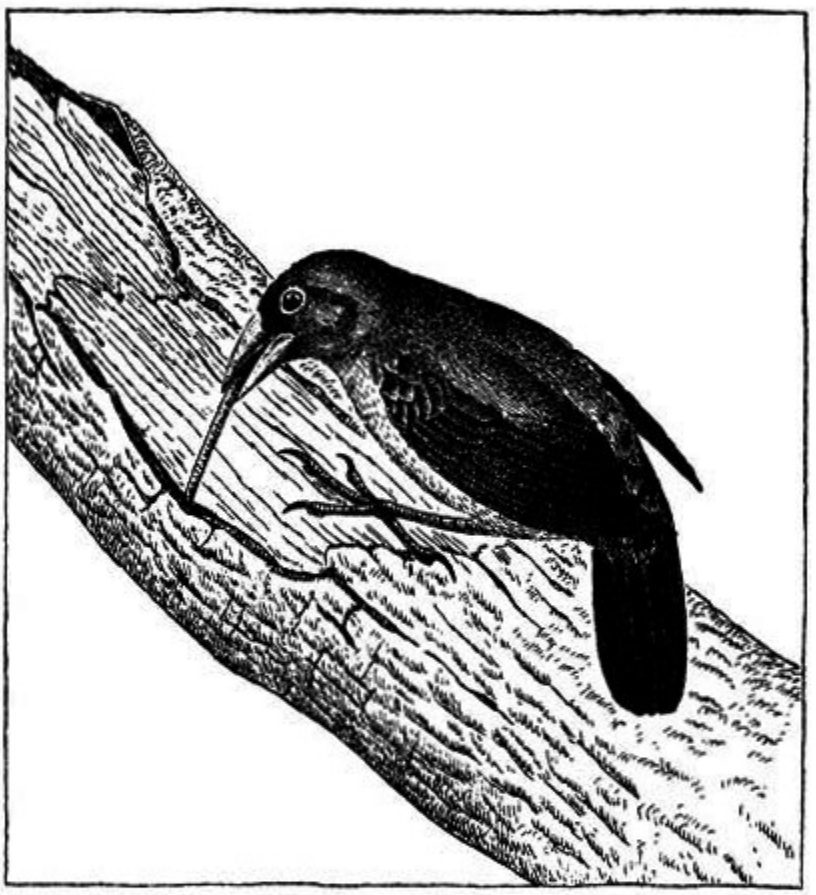


FIG. 19-15. El pinzón carpintero, *Camarhynchus pallidus*, usa una espina de cactus para atrapar los insectos en las grietas de los árboles. Este es uno de los pocos casos en que otros animales que no son el hombre ni los monos, usan herramientas. (De David Lack, «Darwin's Finches.» Reproducido con permiso. Copyright © 1953 por Scientific American, Inc. Todos los derechos han sido reservados.)

19-10 ADAPTACION Y SOBREVIVENCIA

El concepto de selección natural implica que todas las variaciones que sobreviven son, de alguna manera, más adaptativas que las que no sobreviven. El mecanismo de la evolución por selección natural consiste en el desarrollo de adaptaciones. Cuando los organismos no son capaces de adaptarse a condiciones variables del medio, el resultado es la extinción y no la evolución.

No obstante, algunos organismos se adaptan tan bien a un nicho específico que cuando cambian las condiciones son definitivamente incapaces de adaptarse al nuevo medio. Algunos de los grandes dinosaurios de hace unos 230 millones de años eran demasiado especializados. Vivían en regiones pantanosas, dependían del agua para levantar sus cuerpos masivos. Cuando las condiciones climáticas cambiaron y la región se secó, estos organismos fueron incapaces de pasar a nuevos territorios. Tampoco pudieron sobrevivir lo suficiente para que las variaciones al azar les permitieran explotar algunas de las características del ambiente diferente. El resultado fue su extinción.

Este ejemplo muestra que una de las características importantes de una especie es su capacidad para adaptarse a variaciones en el medio. Si un organismo no puede adaptarse, su futuro evolutivo es bastante oscuro. En la evolución hay un balance bastante definido entre la especialización a un nicho y la flexibilidad para cambiarse a un nuevo nicho si es necesario. Se puede imaginar que los organismos evolucionan entre dos fuerzas opuestas: especialización y adaptabilidad (Fig. 19-16). Finalmente, la selección natural acaba con los que van demasiado lejos en cualquiera de las dos direcciones. El hecho de que en la historia de la vida se han extinguido tantas especies, pone de relieve lo difícil que es para un organismo el mantenimiento de un balance entre estas dos presiones.

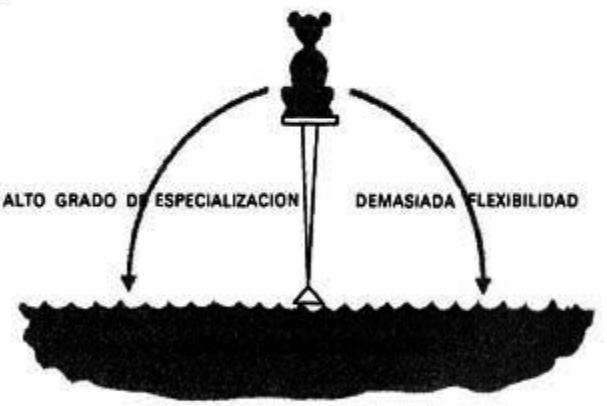


FIG. 19-16. Los organismos evolucionan entre dos tendencias opuestas. Por un lado está la ventaja alcanzada por una especie debido a un alto grado de especialización. Esto puede llevar a una falta de flexibilidad y, como consecuencia, si las condiciones cambian, a la extinción. Por otra parte, está la ventaja obtenida al ser capaces de adaptarse a un medio variable. Sin embargo, un organismo que nunca se especializa, no puede ser capaz, bajo ciertas condiciones, de competir con sus contemporáneos más especializados y, por consiguiente, también se puede extinguir.

Los escritores que olvidan la importancia de la adaptabilidad en la supervivencia de nuevas variaciones, hablan frecuentemente de la evolución como de un proceso que va en una determinada dirección o que tiene un propósito definido. Las ideas de propósito y dirección han sido asociadas frecuentemente con el concepto de evolución. Fue el trabajo de Darwin más que el de ningún otro, el que mostró que es el azar, y no el propósito o la dirección, la base del origen de las especies. No existe evidencia alguna que indique que la evolución tiene un propósito preconcebido, o que los organismos evolucionan en una dirección predeterminada, tratando de obtener una forma ideal o absoluta. Ellos simplemente sufren variaciones al azar que los hace más o menos adaptables a un medio dado. La evolución, desde las formas ancestrales hasta las formas presentes, siguiendo una línea determinada, se ha realizado porque el medio mismo no permanece absolutamente constante. Los tipos de variación que sobreviven son los que adaptan mejor el organismo a su medio.

19-11 CONCLUSION

En este capítulo se ha presentado una introducción a la teoría evolutiva. Enfasis especial se ha hecho en los aspectos de la evolución de la población, pues los cambios genéticos en una población, en muchas generaciones, proveen el medio más exacto de determinar hasta qué punto la evolución ocurre. La evolución se puede estudiar a un nivel de población solamente con organismos vivientes. Los registros de fósiles no proveen suficientes datos para permitir este estudio; solamente dan lugar a que los paleontólogos puedan reconstruir la historia evolutiva de grupos de animales y plantas. El planteamiento desde el punto de vista de la población permite hacer preguntas como éstas: ¿Cuál es la velocidad de evolución en una especie dada? ¿Qué factores influyen sobre el curso o velocidad de la evolución? ¿Qué condiciones son necesarias para que la evolución comience o cese?

La teoría evolutiva moderna se basa esencialmente en datos cuantitativos. Desde este punto de vista, la genética de poblaciones ayuda muchísimo puesto que provee un medio de estudiar el desarrollo evolutivo en una forma cuantitativa. La aplicación de principios de genética y de matemáticas a la teoría evolutiva ha sido de gran importancia al verificar y extender las conclusiones originales de Darwin.

EJERCICIOS

1. Distinga entre las ideas de evolución y selección natural.
2. ¿Qué valor tiene la anatomía comparada en el estudio de la evolución?
3. De acuerdo con Darwin, se dice que el organismo mejor adaptado sobrevive. ¿Cómo se determina lo que quiere decir «adaptado»?
4. Explique el proceso de selección natural teniendo en cuenta la polilla melanínica.
5. ¿Qué papel desempeña el aislamiento en la evolución? ¿Puede una población de organismos de una misma especie dar origen a dos especies separadas si no hay aislamiento? Dé razones para su respuesta.
6. Ocasionalmente, algunas moscas de la fruta nacen con alas cortas y enroscadas: las llamadas alas vestigiales. La condición se hereda. Estos organismos no pueden volar y no pueden sobrevivir en la naturaleza. Diseñe un ambiente experimental que favorezca selectivamente estas moscas y no las que tienen alas.
7. La figura 19-17 muestra las diferentes velocidades de crecimiento de los renacuajos bajo diferentes condiciones. La curva *A* muestra el crecimiento de una población de renacuajos de la misma edad, cuyo número no es excesivo. La curva *B* muestra el crecimiento de una población similar pero en un tanque en el cual vivieron renacuajos viejos. El alimento provisto por renacuajo era el mismo en ambos casos. Los científicos trataron de determinar en qué forma podría influir la presencia de renacuajos viejos sobre la velocidad de crecimiento de los más pequeños. Al vaciar el agua del tanque en el cual habían vivido los renacuajos viejos, en un tanque con renacuajos jóvenes, se inhibió el crecimiento de los renacuajos jóvenes.
   a) ¿Qué hipótesis podría sugerir para explicar cómo la presencia de renacuajos grandes puede inhibir el crecimiento de los más pequeños?
   b) ¿Cómo podría constituir esta inhibición una ventaja para la supervivencia de poblaciones de ranas en un lago? Es obvio que ésta es una ventaja para los renacuajos grandes. Pero puesto que los mecanismos inhibitorios obviamente han evolucionado en un largo período de tiempo, ¿desde qué punto de vista sería ventajoso para la población completa? (Hay muchas formas posibles.)

8. Se aislaron dos individuos heterozigotes para un gene mutante. Estos dejaron dos progenies. ¿Cuáles son las probabilidades de que el gene mutante estuviera ausente en la progenie y, por lo tanto, se perdiera (por lo menos hasta que ocurriera una nueva mutación) de esta subpoblación pequeña?

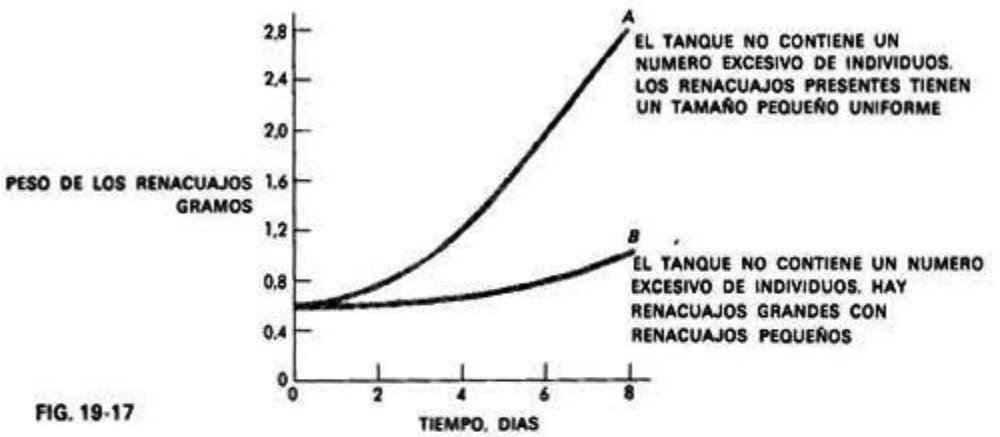


FIG. 19-17

9. Explique por qué la aplicación de la genética de poblaciones a la evolución por selección natural ha sido tan útil para entender este último concepto.
10. Una crítica contra la selección natural de Darwin se enfocó sobre la evolución de características adaptativas, como la coloración protectora. Un biólogo norteamericano llamado MacAtee, se dedicó a un estudio completo del contenido del estómago de los pájaros. El observó si en el estómago se encontraban formas de insectos que se suponía estaban «protegidas». Sus datos mostraron que, en realidad, los pájaros se comían un gran número de insectos «protegidos». Como consecuencia, él se opuso a la idea de coloración adaptativa. Sostuvo que el estar camuflado no tenía valor adaptativo, y que la selección natural no producía individuos coloreados adaptativamente.
    a) ¿Era válido el razonamiento de MacAtee al aplicarlo a mecanismos de selección natural? ¿Por qué sí o por qué no?
    b) ¿Qué otro tipo de información estadística o cuantitativa es necesaria antes de que Ud. esté definitivamente de acuerdo o en desacuerdo con los hallazgos de MacAtee?
11. Otro argumento contra la evolución de la coloración protectora establece que, puesto que muchos animales sobreviven sin ella, la coloración protectora no es esencial para la supervivencia. Por lo tanto, esta coloración no es adaptativa. ¿Qué falla tiene este argumento?
12. Las situaciones que se describen a continuación son ejemplos de características genéticas, específicas heredadas en poblaciones y retenidas por muchas generaciones, las cuales difícilmente podrían ser adaptativas para la supervivencia de los individuos de la polación. Sin embargo, el hecho de que estos caracteres que se relacionan con la muerte o la infertilidad de los individuos, hayan sobrevivido en la población indica que ellos deben tener algún valor adaptativo. Ofrezca una hipótesis explicando cómo puede ser esto.
    a) Cuando hay un exceso de individuos en las poblaciones de lemmings o de langostas, se sabe que hay cambios hormonales y bioquímicos definidos, que inducen una migración masiva de centenas de miles de individuos de una población, ya sea a un territorio nuevo o, en el caso de los lemmings, al mar. En cualquier caso, el fenómeno no sólo consiste en echar a los individuos más débiles; es una característica fisiológica definida que de cierto modo es controlada genéticamente.
    b) Las colonias de abejas, hormigas y avispas, tienen muchos individuos estériles que nunca se reproducen durante su período de vida.

13. Explique qué significa el término «genética a la deriva» y qué condiciones son necesarias para que la genética a la deriva tenga una influencia en la evolución.
14. Explique cómo los pinzones de los Galápagos parecen haberse desarrollado de un antecesor común único. Discuta los estados a través de los cuales pudo haber ocurrido. Incluya en su discusión el papel que jugaron: *a*) la radiación adaptativa, *b*) la competencia, *c*) el aislamiento (de varios tipos), *d*) los nichos ecológicos disponibles.
15. ¿Hasta qué punto ha resuelto el hombre el problema de la especialización contra la flexibilidad? ¿Cree Ud. que sus soluciones particulares han planteado algunos problemas adicionales?

LECTURAS SUGERIDAS

I. En la historia de la teoría evolutiva

La historia de la teoría evolutiva es sumamente interesante, y da muchas ideas sobre cómo se desarrollaron las teorías científicas. Los siguientes libros son los más recomendados para estos interesantes tópicos.

De Beer, Gavin, *Charles Darwin* (New York: Thos. Nelson & Sons Ltd., 1964). A pesar de toda la atención que se ha prestado a Darwin y la idea de la selección natural, ésta es la única biografía moderna real que trata sobre la vida y el trabajo de este gran científico como un todo integrado. Este libro está muy bien escrito y no requiere una preparación previa en Biología.

Darlington, C.D., «The Origins of Darwinism.» *Scientific American*, mayo de 1959, p. 60. Una buena revisión de los evolucionistas menores, que sugirieron un concepto similar a la selección natural, antes de que Darwin escribiera *El Origen de las Especies*.

Eiseley, Loren C., *Darwin's Century* (New York: Anchor Books, 1961). Son especialmente pertinentes los Capítulos 3, 4, 5, 6 y 7. Un libro excelente y ameno que cubre la tradición histórica antes de Darwin, lo mismo que el período que se concentra inmediatamente alrededor del trabajo de Darwin. Bueno para estudiantes interesados, que quieran penetrar en el aspecto de la opinión general de la Biología del siglo XIX.

Nelson, B.C., *After Its Kind* (Minneapolis: Augsbury Publishing House, 1952). Este libro tiene el subtítulo «The First and Last Word on Evolution». Presenta el caso del fundamentalismo y cree refutar la teoría de la evolución por selección natural. Aunque está algo fuera de época, desde el punto de vista de los datos obtenidos con técnicas isotópicas que se han desarrollado más recientemente, el libro presenta razonamientos interesantes en relación con el fundamentalismo. Muy recomendado.

Vorzimmer, P., «Charles Darwin and Blending Inheritance.» *Isis* **54** (1963), p. 371. Un artículo interesante que trata del tiempo en que Darwin trató de formular una teoría genética satisfactoria para acompañar su concepto de selección natural.

II. En aspectos de la teoría moderna de la evolución

Allison, A.C., «Sickle Cells and Evolution.» *Scientific American*, agosto de 1956, p. 87. Contiene una buena descripción de los patrones heredados en la anemia falciforme y el significado evolucionario de este gene en varias poblaciones.

Dethier, V. y Eliot Stellar, *Animal Behavior* (Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall, 1961). Un buen folleto corto que estudia los tipos de comportamiento animal, la genética de algunos patrones de comportamiento y la evolución. Un texto bueno para leer; muy bien ilustrado.

DILGER, WILLIAM C., «The Behavior of Love birds.» *Scientific American*, enero de 1962, p. 88. El estudio de un caso interesante sobre cómo el comportamiento afecta la divergencia en las especies y cómo, por lo tanto, se relaciona con su posición evolucionaria.

DOBZHANSKY, T., *Evolution, Genetics and Man* (New York: Wiley and Sons, 1955). Un texto elemental que cubre todo el campo de la teoría de la evolución. Bueno como una referencia.

DOBZHANSKY, T., «The Present Evolution of Man.» *Scientific American*, septiembre de 1960, p. 206. El autor trata de mostrar que el hombre todavía evoluciona por selección, pero que lo hace en un ambiente que él mismo hizo para responder a sus necesidades.

DOWDESWELL, W.H., *The Mechanim of Evolution* (New York: Harper Torchbooks, 1960). Un estudio detallado, contiene mucha evidencia y datos específicos. De mucho valor principalmente para datos y direcciones relacionados con reportes y proyectos individuales.

EISELEY, LOREN C., *The Immense Journey*(New York: Randon House, 1957). Este es un libro muy bien escrito que trata sobre la evolución de la vida desde el principio hasta el hombre. Es un tratado muy bueno y altamente literario. Recomendado para todos los estudiantes.

GILLIARD, E.T., «The Evolution of Bowerbirds.» *Scientific American*, agosto de 1963, p. 38. Un caso estudiado en la evolución del comportamiento de pareamientos tremendamente complejos y elaborados. El artículo muestra cómo, aun estas actividades, pueden ser adaptativas para las especies.

KETTLEWELL, H.B.D., «Darwin's Missing Evidence.» *Scientific American*, marzo de 1959, p. 48. Este artículo hace un análisis de la investigación de una polilla melanínica, su genética, historia natural y evolución. Bien escrito e ilustrado. Esta discusión dará algunos detalles e ideas adicionales sobre la evolución de una población.

LACK, D., «Darwin's Finches.» *Scientific American*, abril de 1953, p. 66. Este es un artículo corto pero bien escrito que discute las mayores adaptaciones evolucionarias de los pinzones de las Galápagos.

LORENZ, KONRAD, «The Evolution of Behavior.» *Scientific American*, diciembre de 1958, p. 67. Un artículo excelente que describe concisa y claramente el concepto moderno de la evolución de los patrones específicos de comportamiento.

LORENZ, KONRAD, *King Solomon's Ring* (New York:Thomas Y. Crowell, 1952). Un folleto escrito por un investigador clásico sobre las razones del comportamiento animal. Este es un excelente libro, amenamente escrito que cubre muchos tópicos sobre el comportamiento animal.

SCOTT, J.P., *Animal Behavior* (Chicago: University of Chicago Press, 1958). Este libro está bien escrito y es una excelente introducción sobre el tópico del comportamiento animal y sobre alguna evidencia genética de su herencia.

SIMPSON, G.G., *The Meaning of Evolution* (New Haven: Yale University Press,1960). Este libro contiene algunos capítulos muy importantes que discuten tópicos no cubiertos en el presente texto: velocidad de evolución, registro de fósiles, oportunismo.

SHEPPARD, P.M., *Natural Selection and Heredity* (New York: Harper Torchbooks, 1960). Este libro, aunque pequeño,es realmente excelente, cubre un gran número de tópicos relacionando la genética, especialmente la genética de poblaciones con la selección natural. Es probablemente uno de los mejores tratados de evolución a una escala moderna, con excepción de los escritos más técnicos de Fisher y Sewell Wright.

SOUTHERN, H.N., «A Study in the Evolution of Birds.» *Scientific American*, mayo de 1957, p. 125. El estudio de un caso en la evolución y adaptación de miembros de la familia Alcidae, comparable al estudio de los pinzones de Darwin.

STEWARD, JULIAN, «Cultural Evolution.» *Scientific American*, mayo de 1956, p. 69. Este artículo discute la visión moderna de cómo evolucionó la cultura (uso de herramientas, comunicaciones, etc.). Es un tópico muy importante. Un artículo bien escrito e interesante.

TINBERGEN, NIKOLE, «Defense by Color.» *Scientific American*, octubre de 1957, p. 49. Una investigación de la pregunta sobre si la coloración protectora realmente ayuda a un animal a escapar de sus depredadores.

TINBERGEN, Nikole, «The Evolution of Behavior in Gulls.» *Scientific American*, diciembre de 1960, p. 118. El estudio de un caso excelente en la evolución del comportamiento en muchas especies.

VON FRISCH, K., «Dialects in the Language of the Bees.» *Scientific American*, agosto de 1962, p. 78. Un artículo excelente que describe la herencia de patrones de comunicación en las abejas de la miel. La comparación del sistema en variedades y especies íntimamente relacionadas, muestra la divergencia de patrones de comunicación debido al aislamiento geográfico.

CAPITULO 20

EL ORIGEN DE LA VIDA

20-1 INTRODUCCION

El origen de la vida es un problema de interés periódico en la historia del pensamiento biológico. Desde la época de Aristóteles hasta el presente, este problema ha ocupado la atención de los biólogos más prominentes del mundo. ¿Cómo apareció por primera vez el material viviente? ¿Cuándo y cómo se originó? ¿Se originó solamente una vez o se ha originado varias veces? Preguntas como éstas, han recibido una variedad de contestaciones en el pasado. Una contestación ha sido de tipo religioso: creación especial (ver la Sección 19-2). Históricamente ésta fue la primera explicación que se propuso en relación con el origen de la vida. Un segundo tipo de respuesta corresponde a la idea de generación espontánea (ver de nuevo la Sección 19-2). Esta idea, sostenida por Aristóteles, fue aceptada por la mayoría de las personas, incluyendo algunos naturalistas eminentes, hasta la mitad del siglo XIX. Un tercer tipo de respuesta hace referencias a la idea de **quimiosíntesis.** La quimiosíntesis trata de explicar el origen de la vida teniendo en cuenta las leyes químicas y físicas actuales. A continuación se examinan en cierto detalle las respuestas segunda y tercera.

20-2 LA IDEA DE GENERACION ESPONTANEA

Aunque la idea de la generación espontánea parecería ridícula hoy, no es difícil ver por qué ganó tantos adeptos. Es una de esas teorías de sentido común. Si la carne se deja fuera por algunos días, aparecen gusanos en ella. Un día se ve que un charco con barro no tiene vida y al día siguiente se ve lleno de renacuajos que nadan.

Por muchos años se ignoró que los gusanos eran larvas de moscas, o que las ranas ponían huevos que, a su vez, se desarrollaban en renacuajos. Durante aquellos años, la generación espontánea brindó la mejor explicación acerca de la aparición repentina de estos organismos.

No obstante, la teoría de la generación espontánea tenía debilidades. Parecía aplicarse sólo a algunos tipos de organismos. Aunque en la última parte del siglo XVI el alquimista Jan Baptista van Helmont (1577-1644) sostuvo que los ratones podían generarse espontáneamente de harapos o de pan en un rincón oscuro, la mayoría de sus contemporáneos no fueron tan lejos. Generalmente se sostuvo que solamente las formas de vida inferiores —insectos, renacuajos, ciertos tipos de anguilas— podían generarse espontáneamente. Se reconoció que los pollos se desarrollaban de huevos, y los terneros de vacas. De este modo, por razones que estaban dentro de la naturaleza de la teoría misma, la idea de generación espontánea perdió, día a día, aceptación como explicación efectiva para el origen de la vida. Muchos decidieron experimentar para verificar la teoría. Y los experimentos de Francesco Redi (1626-1697) y Louis Pasteur (1802-1895) brindaron una evidencia concluyente para refutar la teoría de la generación espontánea.

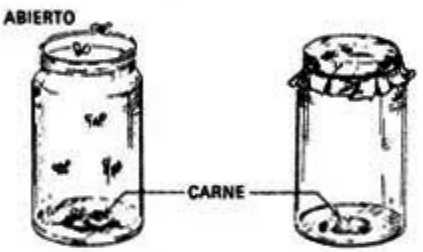


FIG. 20-1. El experimento de Redi. El recipiente de la izquierda representa el grupo control; el recipiente de la derecha, el grupo experimental. Cuando se impedía que las moscas se pusieran en contacto con la carne, no aparecían gusanos.

En 1668, Redi diseñó un experimento muy simple pero definitivo (Fig. 20-1). Colocó pedazos de carne en dos recipientes separados, cubrió uno de ellos con una capa delgada de metal, y dejó el otro abierto. El recipiente abierto sirvió como control, y el frasco cubierto como experimental.

Redi razonó así:

Hipótesis: *Si*... los gusanos se originan por generación espontánea, ...
Predicción: *entonces*... deben aparecer en la carne de ambos recipientes, tanto en el cubierto como en el descubierto

Redi observó que las moscas volaban alrededor de ambos recipientes. Pero aun después de muchos días, y en contra de la predicción, los gusanos aparecieron solamente en el recipiente abierto. Por lo tanto, la hipótesis de la generación espontánea, por lo menos en este caso, no era válida (recuérdese del Capítulo 3 que si se demuestra que la predicción basada en una hipótesis es incorrecta, la hipótesis no es válida).

A pesar del trabajo de Redi, muchas personas continuaron creyendo en la generación espontánea. En la segunda mitad del siglo XIX, el bacteriólogo francés Louis Pasteur fue capaz de demostrar de una manera convincente que otro supuesto caso de generación espontánea (en este caso, microbios en caldo descompuesto) tampoco era válido.

Pasteur comenzó sus experimentos formulando la hipótesis de que toda vida proviene de vida preexistente (el concepto de **biogénesis).** El colocó caldo de carne en varios recipientes y lo hirvió. Al hervirlo, esterilizaba el caldo. Un día o dos más tarde, los recipientes que habían estado abiertos y que se habían dejado enfriar estaban llenos de microorganismos. En cambio, los recipientes que habían sido sellados inmediatamente después de hervirlos, permanecían durante meses sin que en ellos aparecieran microorganismos.

Sin embargo, esta demostración no fue suficiente para convencer a los que apoyaban la generación espontánea. Ellos argüían que al hervirlos se había alterado el aire dentro de los frascos y que debido a esto no podía ocurrir la generación espontánea.

Pasteur encaró este argumento en una forma distinta. El razonó así:

Hipótesis: *Si...* la generación espontánea necesita el contacto entre el caldo y el aire fresco, ...

Predicción: *entonces...* al hervir el caldo y ponerlo en contacto con el aire libre de todas sus partículas flotantes, debe todavía generar microorganismos.

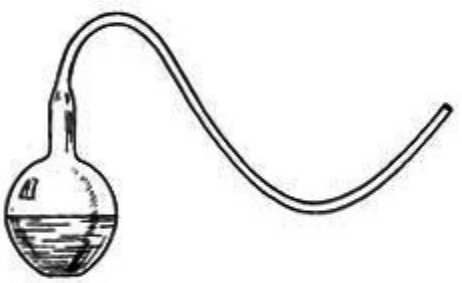


FIG. 20-2. Recipiente en forma de S preparado por Pasteur para demostrar que no hay generación espontánea. Los microorganismos que vienen en el polvo del aire y las esporas de las bacterias son atrapadas en la curvatura inferior y, por lo tanto, no llegan al caldo. Sin embargo, el aire pasa libremente a lo largo del cuello hasta el recipiente.

Para verificar esta hipótesis Pasteur hizo el siguiente experimento. Hirvió caldo como antes, pero esta vez, en lugar de sellar el frasco, él convirtió el cuello en un tubo largo en forma de S (Fig. 20-2). El aire todavía podía pasar a través del cuello del tubo hasta el recipiente y entrar en contacto con el caldo, pero la curvatura del tubo servía para atrapar todas las partículas de polvo y los esporos de las bacterias.

Los resultados experimentales mostraron que el caldo del frasco con el cuello en forma de S no se descomponía. Un examen, después de varios meses, no mostró signos de microorganismos. Muchos de los recipientes de Pasteur están todavía, después de cien años, en exhibición en el Instituto Pasteur de París —¡y su contenido no muestra ningún signo de descomposición!*

Para probar su punto más efectivamente, Pasteur tomó entonces un recipiente en forma de S que había estado en reposo por muchos meses y lo volteó de tal manera que el caldo llegara hasta la curvatura inferior del cuello y después devolvió el caldo al frasco. Muy pronto el caldo en el recipiente mostró signos de putrefacción. Esto parecía ser una prueba dramática de que para que la generación espontánea ocurriera, era necesario algo más que el simple contacto entre el caldo

* Se han sellado para impedir la evaporación. Pasteur hizo su experimento original en 1862.

y el aire. Parecía más probable que fueran las partículas de polvo (conteniendo bacterias) y los esporos de los microorganismos llevados en el aire los que causaban la descomposición del caldo.

Los experimentos de Pasteur no invalidaron la idea de la generación espontánea *en general*, porque él no probó que este proceso *jamás* ocurre. Recuérdese del Capítulo 3, que estas pruebas no son posibles en la ciencia. Lo que Pasteur hizo fue mostrar que un supuesto ejemplo de generación espontánea era inválido. Sin embargo, esta prueba fue aceptada tan ampliamente por los proponentes de la teoría, que el trabajo de Pasteur dio el soplo de muerte al concepto de generación espontánea. Irónicamente, probando la invalidez de un ejemplo común de generación espontánea, Pasteur desterró la cuestión del origen de la vida en las investigaciones científicas.

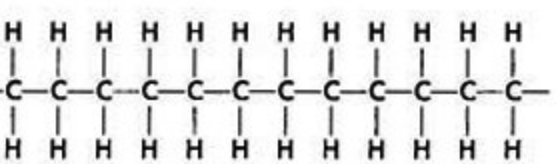
En épocas más recientes se ha encontrado una salida para este dilema. Las teorías quimiosintéticas sobre el origen de la vida sostienen una nueva variedad de generación espontánea. Al decir que los organismos podían originarse del ambiente no viviente por procesos químicos, se planteó la cuestión del origen de la vida con unas bases racionales y científicas. Examinemos cómo la quimiosíntesis brinda una explicación para el origen y el desarrollo de los organismos vivientes.

20-3 EL ORIGEN DE LA VIDA POR QUIMIOSINTESIS

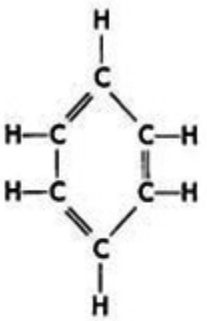
La evidencia geológica sugiere que la atmósfera primitiva de la tierra podría haber contenido vapor de agua, metano, amoníaco y tal vez hidrógeno libre. Estos compuestos proveen los elementos más esenciales encontrados hoy en los organismos vivientes: Carbono, Hidrógeno, Oxígeno y Nitrógeno. Además, en los océanos, podrían haber estado presentes los fosfatos de varios tipos. La presencia de estos elementos organizaron el escenario en donde se originó la vida.

La primera fase. Antes de que pudieran comenzar a desarrollarse los sistemas vivientes, debería haber en el ambiente compuestos orgánicos como las proteínas, los carbohidratos, las grasas y los ácidos nucleicos. La teoría quimiosintética sostiene que éstos se forman de metano, amoníaco, agua e hidrógeno presentes en la atmósfera terrestre o en la superficie de los océanos. Se supone que los rayos (relámpagos) y/o radiaciones ultravioletas y cósmicas dieron la energía necesaria para la formación de estas moléculas complejas.

De acuerdo con la teoría de quimiosíntesis, probablemente las primeras moléculas que se produjeron, sin importar su tamaño, fueron similares a las actuales cadenas de hidrocarburos. Estas están formadas por cadenas largas de carbonos a los cuales se unen átomos de hidrógeno:



Estas cadenas de hidrocarburos no solamente forman la base de los ácidos grasos, sino que, al doblarse sobre sí mismas forman una estructura en anillo tal como la que representa el benceno:



Estructuras cíclicas, similares a éstas, se encuentran en algunos compuestos biológicos muy importantes. Particularmente, dos tipos de moléculas cíclicas son las estructuras fundamentales para la construcción de los ácidos nucleicos.

También se formaron los aminoácidos simples y los carbohidratos. Algunos péptidos pequeños se podrían haber formado al unirse los extremos de varios aminoácidos. Sin embargo, en este tiempo había un factor limitante para el tamaño de las moléculas. Cuanto más grandes las moléculas, más probabilidades tenían de romperse, ya sea por simple choque con otras moléculas o por efectos de degradación producidos por los rayos o por las radiaciones cósmicas o ultravioletas. Estas fuentes de energía servían para construir moléculas grandes, pero también eran capaces de romperlas. De aquí que durante la primera fase solamente se acumularon en los océanos moléculas relativamente pequeñas.

¿Qué evidencia hay de que ocurrieron estas fases iniciales en el origen de la vida? La teoría quimiosintética, en realidad, no es más que una hipótesis. Sin embargo, al razonar con esta hipótesis, se puede hacer una predicción:

Hipótesis: *Si...* los aminoácidos, carbohidratos y ácidos grasos se pudieron haber originado por la acción de los rayos, etc., a partir del metano, amoníaco, agua e hidrógeno...

Predicción: *entonces...* fuentes similares de energía actuando en una mezcla de estas sustancias en el laboratorio deberían formar los mismos productos.

A principios de 1950, un estudiante graduado en la Universidad de Chicago, Stanley Miller, verificó esta predicción en su laboratorio.

Miller organizó un aparato, que se muestra en la Fig. 20-3. En este sistema él introdujo los gases, amoníaco, metano e hidrógeno, lo mismo que agua que se mantenía en ebullición en un frasco. La ebullición y la condensación mantuvo las sustancias circulando a través del sistema. Dos electrodos producían una descarga eléctrica periódica en otro recipiente.

Después de que el material básico había circulado a través de este sistema durante algún tiempo, se recolectó un residuo en una «trampa». En este residuo había varios aminoácidos, un carbohidrato (ácido succínico, que se encuentra

como un intermediario en el ciclo de Krebs o ciclo del ácido cítrico, Fig. 7-9), y otros compuestos orgánicos. Otros investigadores, siguiendo los procedimientos de Miller y variando el tipo y cantidades de sustancias reaccionantes utilizadas, han producido algunos componentes simples de los ácidos nucleicos y hasta ATP.

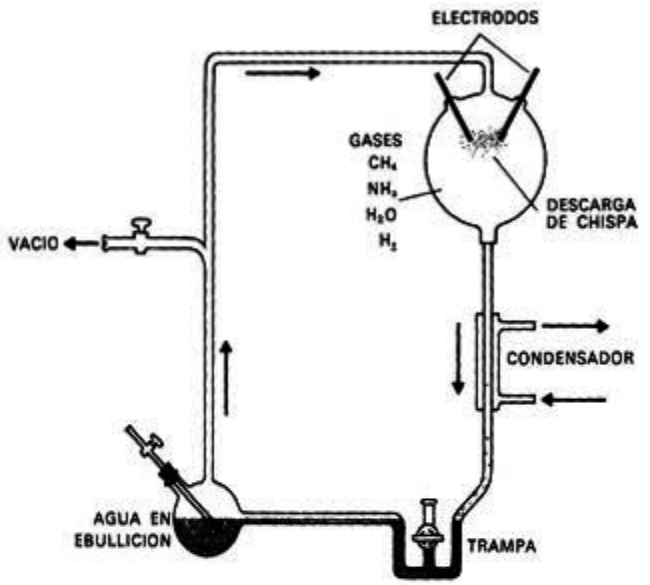


FIG. 20-3. Aparato diseñado por Stanley Miller para la circulación del metano, amoniaco, vapor de agua e hidrógeno. El agua se hierve en el recipiente del lado inferior izquierdo. El producto de la reacción química se colecta en una trampa en el lado inferior derecho. La energía para la reacción química viene de descargas eléctricas en el recipiente de la parte superior derecha.

La segunda fase. Tan pronto estuvieron presentes los aminoácidos, carbohidratos simples y ácidos grasos o cadenas de hidrocarburos, es probable que ellos comenzaran a combinarse los unos con los otros para producir diversas macromoléculas. Los aminoácidos se unieron por sus terminaciones para formar péptidos, mientras que la glucosa y otras unidades de carbohidratos pequeños se unieron para formar más complejos y moléculas de almidón. En estos primeros estados, las cadenas de hidrocarburos, al unirse con azúcares de tres carbonos, pudieron haber formado moléculas primitivas de grasa. ¿Bajo qué condiciones se podrían formar estas grandes moléculas? ¿Hay alguna evidencia de que pudieran haber sido similares a las proteínas, carbohidratos y grasas modernas?

Estas preguntas llevaron al profesor Sidney W. Fox, de la Universidad del Estado de Florida, a realizar una serie de experimentos. Su razonamiento se basó en que de acuerdo con lo que se sabe sobre el ambiente de la tierra en estos primeros períodos, el calor podría haber proporcionado la energía para que se unieran las moléculas formando macromoléculas. La predicción se podía hacer con base en esta hipótesis:

Hipótesis: *Si...* la energía del calor proporcionó los medios para construir proteínas y otras macromoléculas a partir de subunidades separadas, ...

Predicción: *entonces...* al calentar mezclas de aminoácidos (u otras subunidades como glucosa) en el laboratorio también se debían producir algunas macromoléculas.

Fox calentó mezclas de un gran número de diferentes aminoácidos por períodos de tiempo variables. El encontró que se producían dipéptidos y aun péptidos de cadenas largas. Esto parecía apoyar la predicción. Pero todavía quedaba una pregunta realmente importante: ¿qué similitud había entre las proteínas producidas por estos métodos térmicos y las producidas por organismos vivientes? Fox encontró que las proteínas producidas térmicamente daban reacciones positivas con las pruebas químicas para proteínas. Además podían romperse con muchas enzimas proteolíticas como la pepsina y podía servir como material nutritivo a las bacterias. ¡Esto implicaba que las enzimas bacterianas eran capaces de romper estas proteínas producidas térmicamente en aminoácidos sencillos! Por lo tanto, las moléculas de proteínas producidas bajo condiciones similares a las que se piensa que existieron en la tierra primitiva, debían parecerse bastante a algunos tipos de proteínas producidos por organismos vivientes.

Experimentos posteriores mostraron que no es improbable obtener repetidas veces la producción térmica de proteínas con estructuras específicas. En una serie de experimentos se comenzó a trabajar con una serie de aminoácidos en las siguientes proporciones:

ACIDO GLUTAMICO	33%
ACIDO ASPARTICO	33%
OTROS 16 AMINOACIDOS	33%

Cada vez que se llevaba a cabo el experimento, los polipéptidos resultantes contenían los aminoácidos en esta proporción:

ACIDO GLUTAMICO	13%
ACIDO ASPARTICO	55%
OTROS 16 AMINOACIDOS	32%

Esto muestra que, aun bajo condiciones prebióticas, la unión de los aminoácidos, para formar proteínas, no es puramente al azar. Lo hacen con algún orden. Más aún, los polipéptidos que se forman tienden a tomar formas definidas (estructura terciaria), introduciendo por lo tanto otro nivel de orden y organización.

El trabajo de Fox ha sido continuado por otros para producir carbohidratos, complejos y otras macromoléculas. Parece claro que la energía térmica podría ser la responsable de la formación de las primeras macromoléculas en la sopa orgánica. La segunda fase muestra entonces la producción de las principales macromoléculas orgánicas necesarias para el subsecuente origen de la vida.

La tercera fase. Una vez que se formaron estas diversas moléculas orgánicas, se enfrentaron con dos futuros posibles: su degradación por fuentes de energía como las radiaciones ultravioletas, o su combinación con otras moléculas orgánicas para formar complejos. Aunque en realidad hubo degradación, había otros factores que facilitaban la formación de complejos moleculares. Sin lugar a duda, una de las causas mayores de agregación entre macromoléculas fue su polaridad (ver la Sección 6-4). Muchos investigadores han formulado hipótesis para explicar cómo se pudieron haber organizado estos agregados moleculares para originar organismos vivientes.

Desde 1938 el bioquímico ruso A. I. Oparin propuso lo que él llamó la **teoría de la coacervación.** Esta sostiene que las sustancias proteicas formaban agregados en el caldo primitivo que tendían a formar simples membranas alrededor de ellas, debido a la tensión superficial (algo semejante a una gota de agua). Oparin demostró que las mezclas de gelatina y goma arábiga producían pequeñas esférulas de estas sustancias. Estas esférulas eran coacervadas y simplemente significaba que estaban en una suspensión de un líquido (en este caso llamado un coloide) en otro líquido. Los coacervados estaban separados del medio externo por la capa superficial. Es posible que los ácidos grasos se hayan concentrado en la superficie (el agua atrae fuertemente un extremo de la cadena de ácidos grasos) formando así una membrana lipídica primitiva.

FIG. 20-4. Fotografía que muestra las microesferas simples y agregados de microesferas, producidas en el laboratorio de Fox en la Universidad del Estado de Florida. Nótese la apariencia regular de las esferas, y su parecido general a las bacterias esféricas (Fig. 21-2 (a)). Se piensa que estos agregados (en su mayor parte proteínas) podrían representar los principios de una organización que finalmente originó la vida. (Foto cortesía del Profesor Sidney W. Fox.)

El profesor Fox ha ido más allá basado en la idea del coacervado de Oparin. El ha mostrado que las proteínas producidas térmicamente forman esférulas con un diámetro más o menos similar al de una célula bacteriana. Estas esférulas se muestran en la Fig. 20-4. Estas esférulas, como los coacervados de Oparin, están separadas del medio externo por la capa superficial. La adición al medio de sales como cloruro de sodio hace que las esférulas disminuyan su tamaño. Fox atribuyó esto a la salida de agua desde las esférulas. Lo mismo que las células vivientes, las esférulas muestran propiedades osmóticas. Además, dos esférulas se pueden fusionar la una con la otra, o una de ellas puede romperse al llegar a un tamaño crítico.

Estas sugieren definitivamente que los precursores de los primeros organismos vivientes pudieron parecerse a los coacervados de Oparin o a las esférulas de Fox. La idea del coacervado de las esférulas también sugiere cómo se pudieron combinar los agregados moleculares de composición química diferente para producir formas nuevas y mejor adaptadas. Fox ha mostrado que utilizando varias concentraciones y tipos de aminoácidos, se pueden producir esférulas con diferentes características proteicas. La combinación de dos esférulas diferentes puede producir una forma especial con características diferentes a las demás. Esta es una manera por la cual estos agregados moleculares no vivientes podrían, paso por paso, adquirir algunas de las características que ahora asociamos con la vida.

La formación de una capa superficial, seguida más tarde por una membrana real, fue un gran avance. La membrana no solamente brindaba alguna protección para la macromolécula, sino que también las mantenía dentro de ella en íntimo contacto la una con la otra, aumentando entonces las probabilidades de reacciones químicas entre sí. Los complejos moleculares se formaban así mediante combinaciones químicas más eficientes. El posible resultado de esto, pudo haber sido el que los aminoácidos, al combinarse para formar proteínas, pudieran utilizar la energía potencial proveniente de la ruptura de otras moléculas (como fosfatos o carbohidratos) como una fuerza de impulso.

La tercera fase está entonces caracterizada por la organización de macromoléculas, como proteínas o carbohidratos, dentro de cuerpos con forma y unidad definidas. Estos cuerpos tienen ciertas propiedades que recuerdan a las de los seres vivos.

La cuarta fase. Hasta este punto, los agregados moleculares no tenían ni organización interna bien desarrollada, ni capacidad reproductora. En general, cualquier reacción productora de energía que pudiera haber en un agregado ocurría en una forma única y aislada. Aunque un agregado se podía reproducir simplemente dividiéndose en dos, no había manera de determinar las características que iban a poseer las partes resultantes.

Un gran avance en el origen de la vida ocurrió cuando los ácidos nucleicos llegaron a ser los mayores «organizadores» moleculares dentro de los agregados. Es imposible saber exactamente cuándo ocurrió, pero probablemente fue bastante temprano. Esto recibe apoyo proveniente de la evidencia de que la información genética se transmite en la misma forma (por código triple) en todos los organismos vivientes.

La aparición de los ácidos nucleicos no sólo brindó continuidad reproductiva, sino que también dirigió las actividades inmediatas del complejo. Los sistemas de capturación de energía podían ser, desde luego, más eficaces, pues se convertían en una parte hereditaria de los agregados moleculares. Se podría decir que, al final de la cuarta fase, estos agregados moleculares se habían convertido en verdaderos organismos vivientes.

La quinta fase. La fase quinta se caracteriza por el principio del desarrollo evolutivo. Una vez que se produjo la continuidad en la forma de control genético, podía entrar a operar la selección natural. Sin lugar a dudas, uno de los primeros resultados de la evolución fue un aumento en la eficiencia para capturar la energía que producía la ruptura de los carbohidratos. Los organismos que podían utilizar

más eficazmente la energía, podrían reproducir su variedad más rápidamente; por lo tanto, estaba en operación una presión selectiva simple. Fue probablemente en esta época cuando apareció por primera vez el proceso de la transferencia de electrones y almacenamiento de energía en enlaces de fosfato.

La quinta fase, comprende entonces un aumento en la eficiencia con que los organismos podían utilizar las fuentes de energía existentes en el ambiente. Esto también significó que podía aumentarse la capacidad reproductiva de estos organismos. De este modo, el número de organismos en los océanos primitivos comenzó a aumentar, y la competencia empezó a ser intensa.

La sexta fase. Hasta la quinta fase, el mundo biótico había estado en constante descenso y los organismos habían subsistido a expensas de los hidratos y otras fuentes de energía ya presentes en el ambiente. Estos organismos *no* eran autosuficientes, es decir, eran heterótrofos. Recuérdese (Sección 8-12) que un heterótrofo es cualquier organismo que depende de una fuente externa de alimento que ya esté fabricada. Hoy la mayoría de los animales son heterótrofos.

El constante descenso significaba que a medida que corría el tiempo, disminuía la cantidad de carbohidratos. La competencia se hizo cada vez mayor. Bajo estas condiciones, cualquier variación que le permitiera a un organismo dar, aunque fuera un solo paso, hacia la fabricación de su propio abastecimiento de carbohidratos, lo favorecería inmensamente. Debió haber ocurrido una variación que les permitió a los organismos utilizar la energía lumínica para producir carbohidratos. Así se introdujo una nueva forma de metabolismo: el proceso fotosintético.

La aparición de autotrofos en la sexta fase, marcó otra gran innovación en los comienzos históricos de la vida. Los autrotrofos primitivos podrían haberse parecido a ciertas bacterias modernas. Estas tienen estructuras celulares muy simples, pero muy pocas pueden utilizar la energía solar para producir carbohidratos. Cualquiera que haya sido la estructura exacta, la aparición de los organismos fotosintéticos, cambió considerablemente el mundo biológico. Suministró un balance que desde ese tiempo ha sido la característica de la comunidad biótica. Mientras que los heterótrofos rompen los carbohidratos y otras sustancias para obtener energía, los autótrofos capturan la energía de una fuente externa y fabrican carbohidratos.

Debe señalarse que cualquier teoría en relación con el origen de la vida, en el mejor de los casos, es tentativa y está sujeta a revisión continua y frecuente. En realidad, en vista de la nueva evidencia geológica que sugiere a algunos investigadores que la composición química de la atmósfera terrestre primitiva contenía muy poco amoníaco y metano, ya se ha puesto en duda el aspecto fundamental de la explicación que se ha dado antes. Puesto que se sabe que el amoníaco se disuelve muy rápidamente en el agua, sería muy poco probable la presencia de amoníaco libre en la atmósfera. Una nueva hipótesis propone que los volcanes lanzaron a la atmósfera un gran número de elementos necesarios para la vida (carbono, hidrógeno y nitrógeno). Estudios recientes sugieren que moléculas como aminoácidos se pueden producir por bombardeo de estos elementos con la luz solar de una longitud de onda específica (2.536 angström). Hoy no hay ninguna prueba crucial que permita decidir sobre cuál de estas dos teorías explica mejor el origen real de la vida en la Tierra. Los estudios sobre la composición química de las rocas más antiguas de la Tierra proporcionarán nueva evidencia. Conociendo en detalles

su composición, será posible deducir cómo era realmente la atmósfera primitiva de la Tierra.

Tal vez el problema más difícil que ha encontrado la teoría quimiosintética, es explicar la transición de agregados moleculares que no tienen control genético, a formas organizadas que poseen este control. ¿Qué posibilidades hay que grupos moleculares no organizados puedan formar espontáneamente algún tipo de organización? ¿Sería posible que los ácidos nucleicos se pudieran haber asociado con estas moléculas en un papel central?

Estas preguntas no podrán contestarse nunca en relación con las cosas que realmente sucedieron en la historia de la Tierra. No obstante, los estudios actuales acerca de los virus dan algunas ideas.

20-4 EL VIRUS Y EL ORIGEN DE LA VIDA

En el primer capítulo vimos que los virus representan una transición entre el mundo viviente y el no viviente. Llevan a cabo muchas funciones características de la vida, pero también pueden cristalizarse y tratarse como simples compuestos químicos.

La posición de los virus modernos en la historia de la vida es incierta. Debido a que ellos parasitan células vivientes, es obvio que ellos no podrían haberse originado *antes de* que se desarrollaran las células. Sin embargo, estudios recientes de los virus han mostrado cómo se pueden organizar las macromoléculas, por medios químicos, en estructuras definidas y con funciones biológicas. Para entender la importancia de este trabajo, considérense algunas de las características de un virus típico.

Recuérdese que los virus están compuestos de dos partes: una capa de proteína y una parte interna de ácido nucleico. Hasta cierto punto asemejan agregados moleculares simples. La capa de proteínas provee una capa protectora para el ácido nucleico. El ácido nucleico en cualquier virus puede ser DNA o RNA. La Fig. 20-5 muestra un virus con la forma de un bastón que contiene RNA y se llama el virus del mosaico del tabaco (TMV). Normalmente infecta las hojas de las plantas de tabaco. El virus infecta las células inyectando su propio ácido nucleico en la célula huésped. El ácido nucleico viral «toma» control de la maquinaria celular del huésped, en especial de los ribosomas, y los utiliza para producir partículas virales. El ácido nucleico viral contrarresta al de la célula huésped. Por lo tanto, se puede mostrar que la célula huésped contiene RNA mensajero y enzimas específicas para la producción de proteína *viral*. Esto, a su vez, generalmente destruye la célula huésped. Se han llevado a cabo algunos experimentos interesantes con el TMV que arrojan algunas luces sobre el origen de la vida.

Por procedimientos químicos delicados es posible separar el RNA y la capa de proteína del TMV. Es también posible romper la capa de proteína en las unidades que la componen. Después, por unos simples ajustes en la acidez del medio, se puede volver a unir las unidades proteicas para formar largos agregados moleculares. Estos agregados son bastones que lucen exactamente como los virus intactos. Sin embargo, estas conchas proteicas vacías no son capaces de infectar los tejidos de las plantas.

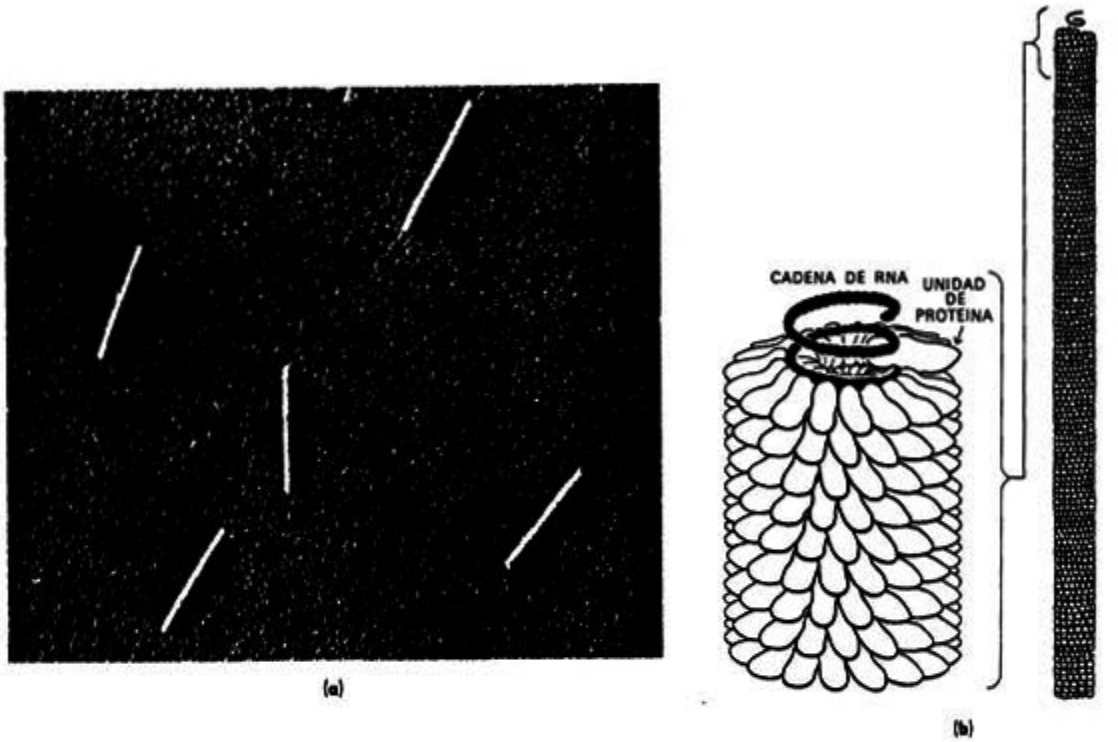


FIG. 20-5. (a) Microfotografía electrónica de un virus en forma de bastón, el virus del mosaico del tabaco. La fotografía se tomó después de que la muestra se había «sombreado» con cromo. Esta técnica de sombreo aumenta el contraste. (Foto cortesía de U. S. Public Health Service. Aumentada × 67.000). (b) Representación diagramática de la estructura del mismo virus. Su única cadena en espiral de RNA parece emergir de una pila de unidades proteicas organizadas espiralmente en las cuales está embebida. Todas las unidades proteicas en este virus son idénticas. Cada unidad está compuesta de una secuencia de 158 aminoácidos. El virus completo TMV tiene 2.200 unidades proteicas. (Adaptado de W. M. Stanley y E. G. Valens, *Viruses and the Nature of Life*. New York: E. P. Dutton & Co., 1961.)

Si las conchas proteicas se colocan en una solución de RNA viral, forman partículas que se comportan como el TMV normal e intacto. El hecho de que una solución de este material es capaz de infectar hojas de tabaco es una buena indicación de que las conchas proteicas y los ácidos nucleicos se organizan a sí mismos para formar partículas completas de TMV. Se sabe que ni los ácidos nucleicos ni las proteínas solas son capaces de producir infección. Ambas partes deben estar presentes para que el virus se reproduzca.

Un segundo tipo de experimentos provee resultados aún más interesantes. Heinz Fraenkel-Conrat y sus asociados en la Universidad de California (Berkeley) separaron las capas de proteínas de las partes centrales de RNA en el virus TMV. Hicieron lo mismo con otra cepa de virus en forma de bastón (HR). En cada caso, las capas de proteína se descompusieron cuidadosamente en sus unidades individuales de tal manera que las moléculas de proteína no se desnaturalizaran.

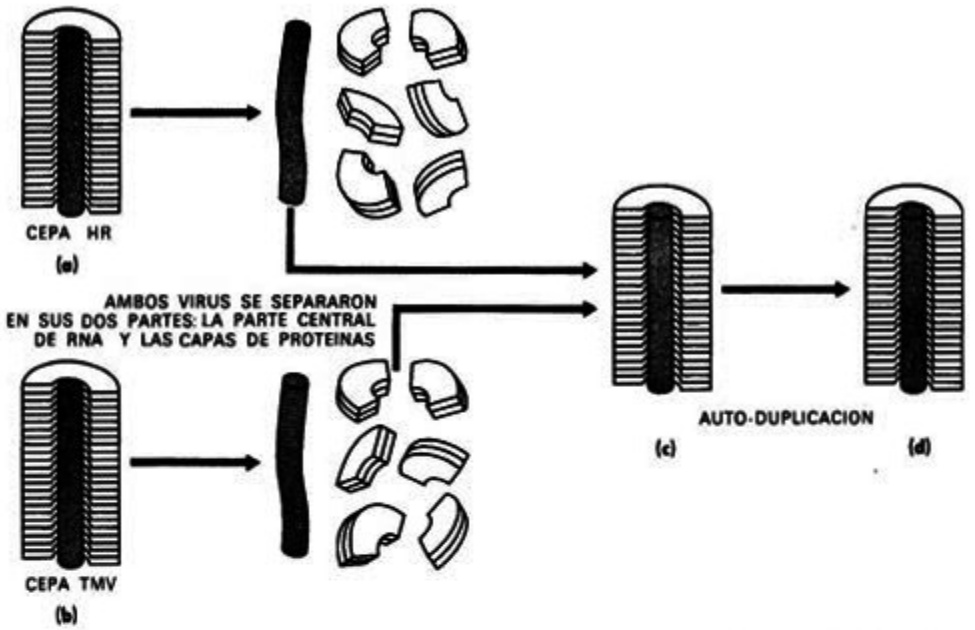


FIG. 20-6. Diagrama que resume los experimentos de Fraenkel-Conrat mostrando la hibridización de los virus. La progenie en (d) ha sido ligeramente modificada de sus progenitores en (a) y (b). (Adaptado de H. Fraenkel-Conrat, «Rebuilding a Virus.» *Scientific American*, junio de 1956, p. 47.)

Los investigadores colocaron entonces las capas de proteína de la cepa TMV con las partes centrales de RNA de la cepa HR. La acidez se ajustó de tal manera que se permitiera la agregación de las unidades de proteína. El resultado de esta mezcla fue la autoorganización de los virus con capas de TMV y ácido nucleico (RNA) en la parte central de HR. He aquí un nuevo tipo, un virus híbrido (Fig. 20-6).

En todo caso, cuando los nuevos virus se administraban a tejidos vegetales, causaban una infección característica de la cepa HR. En otras palabras, la infección era característica del tipo de RNA involucrado. Esto apoya definitivamente la hipótesis de que los ácidos nucleicos de los virus son el mayor agente infectante. Parece que la proteína juega un papel pasivo, tal vez como una cubierta protectora para el ácido nucleico.

A medida que se permitió que el virus híbrido se duplicara, se notó que el nuevo virus desarrollaba capas de proteína del tipo característico de la cepa HR. Estos experimentos mostraron que, en los virus, el RNA contiene el complemento genético completo; —tiene un código con toda la información necesaria para construir un virus completo.

Estos experimentos revelan algunos principios importantes relacionados con el origen de la vida. Primero, muestran que bajo ciertas condiciones específicas, se produce espontáneamente un alto grado de orden y organización en un virus. Un cambio en la acidez o en la temperatura de la solución puede hacer que las proteínas desorganizadas formen grupos muy organizados. Si estas organizaciones espontáneas se producen en el laboratorio, es razonable asumir que se pudieron haber producido en los océanos de la Tierra primitiva. Los experimentos también muestran que podemos desarmar un virus y volverlo a armar, lo que indica que la

formación de objetos capaces de llevar a cabo por lo menos algunas actividades complejas de la vida pueden ocurrir por medios químicos conocidos. Con el ambiente apropiado, tal como se encuentra dentro de las células vivas, los virus son capaces de reproducir nuevos virus con gran rapidez.

20-5 LA ESCALA DEL TIEMPO GEOLOGICO Y EL ORIGEN DE LA VIDA

El establecimiento de una fecha para sucesos tales como el origen de la vida es un trabajo muy difícil. Los tipos más primitivos de organismos verdaderos han dejado muy pocos o ningún fósil. Los trazos más primitivos de la vida son lo que quedan de plantas primitivas en los estratos que tienen por lo menos dos billones de años. La vida debió haberse originado muchísimo antes, pero para saber cuándo, tendríamos que encontrar alguna evidencia en los registros geológicos. Como es fácil imaginarlo, esto es tremendamente difícil, y por esta razón nuestros cálculos sobre cuándo se originó la vida son muy tentativos.

Una vez que se encuentren fósiles o comiencen a aparecer huellas de vida en los estratos, la historia de la vida se podrá llevar más fácilmente a una escala de tiempo definida. Algunos procedimientos para obtener datos geológicos permiten establecer la edad de varios fósiles y estratos con un alto grado de certeza. Uno de los métodos más prominentes utilizados frecuentemente se basa en la velocidad de **descomposición radioactiva** de los isótopos de ciertos elementos; por ejemplo, U^{238}, un isótopo de uranio. Los elementos radioactivos sufren transmutaciones a formas más estables, emitiendo partículas subatómicas, tales como electrones o neutrones. También pueden emitir energía radiante en la forma de rayos gamma. Este proceso de descomposición continúa hasta que todos los átomos de una muestra determinada se transmutan a una forma estable. Por ejemplo, los átomos de U^{238} sufren emisión radioactiva y se descomponen para establecer la forma final de Pb^{206} (Plomo).

La característica crítica de la descomposición radioactiva, por lo menos en cuanto se refiere a los procedimientos para obtener datos, es que se lleva a cabo con una velocidad estable y medible. La velocidad de cada isótopo en cada elemento es diferente. Sin embargo, el proceso es tan regular que, por ejemplo, podemos decir que se emplean cuatro y medio billones de años para que la mitad de los átomos en una muestra de U^{238} se conviertan en Pb^{206}, o que se requieran quince días para que la mitad de los átomos en una muestra de P^{32} se descompongan a P^{30}. Este período se llama la **vida media** del isótopo.

Se puede determinar con exactitud la edad de muchas rocas, comparando la razón de U^{238} a Pb^{206} contenido en ellas. El U^{238} es relativamente un isótopo común y se encuentra en muchas rocas y fósiles. La suposición básica de este método es que cuanto más vieja la roca, se encontrará menos U^{238} y más Pb^{206}. Se estima por este método que las rocas más viejas que se conocen tienen 2,7 billones de años. La edad de la Tierra se estima entre cuatro y cinco billones de años.

Por una variedad de métodos para determinar la edad de las rocas y más recientemente por descomposición radioactiva, los geólogos han establecido una escala de tiempo dividida en Eras y Períodos. Las distintas eras geológicas y sus características principales se presentan en la tabla 20-1.

TABLA 20-1*

ERAS	PERIODOS Con fechas aproximadas en millones de años	EPOCAS	VIDA ACUATICA	VIDA TERRESTRE
Cenozoica 63 ± 2	Cuaternario 0,5 — 3	Reciente	*Glaciación periódica*	Hombre en el Nuevo Mundo
		Pleistoceno	Todos los grupos modernos presentes	Primer hombre Hominideos y pongideos
	Terciario 63 ± 2	Plioceno	EDAD DE LOS MAMIFEROS	Monos y antecesores de los monos
		Mioceno		
		Oligoceno		Radiación adaptiva de aves
		Eoceno		Mamíferos modernos y angiospermas herbáceas
		Paleoceno		
Mesozoica 230 ± 10			*Formación de montañas (por ejemplo, Las Rocosas, Los Andes) al final del Periodo*	
	Cretáceo 135 ± 5	EDAD DE LOS REPTILES	Peces óseos modernos. Extinción de los ammonites, plesiosaurios, icthyosaurios	Extinción de dinosaurios, pterosaurios. Aumento de las angiospermas leñosas serpientes
			Inundaciones	
	Jurásico 180 ± 5		Plesiosaurios e icthyosaurios abundantes. Ammonites de nuevo abundantes. Mantas, rayas y peces óseos abundantes	Predominio del dinosaurio. Primeras lagartijas: *Archeopteryx*. Insectos abundantes. Primeros mamíferos, primeras angiospermas
			Clima cálido, muchos desiertos.	
	Triásico 230 ± 10		Primeros plesiosaurios, icthyosaurios. Ammonites abundantes al principio. Aumento de peces óseos	Radiación adaptativa de reptiles (tecodontes, terápsides, tortugas, cocodrilos, primeros dinosaurios, ryncocephalians)
Paleozoica 600 ± 50			*Formación de las Montañas Apalaches, glaciales y climas áridos periódicos*	
	Permiano 280 ± 10		Extinción de trilobitas, placodermos	Reptiles abundantes (cotilosaurios, pelicosaurios). Cicades y coniferas; ginkgos
		CARBONIFERO	*Clima cálido, húmedo*	
	Pensilvaniano 310 ± 10		Ammonites. Peces óseos	EDAD DE LOS ANFIBIOS. Primeros insectos, ciempiés. Primeras briofitas. Primeros reptiles. Pantanos de Carbón
	Misisipiano 345 ± 10		*Clima cálido, húmedo* Radiación adaptativa de tiburones	Bosques de licópsides, esfenópsides y helechos con semillas. Anfibios abundantes. Caracoles terrestres
			Aridez periódica	
	Devoniano 405 ± 10	EDAD DE LOS PECES	Placodermos, peces cartilaginosos y óseos. Ammonites, nautiloides	Bosques de licópsides y esfenópsides. Helechos. Primeras gimnospermas. Miriápodos. Arañas. Primeros anfibios
			Extensas inundaciones	
	Siluriano 425 ± 10		Radiación adaptativa de ostracodermo; euripterides	Primeras plantas terrestres (silópsides, licópsides). Arácnidos (escorpiones)
			Clima templado, inundaciones	
	Ordoviciano 500 ± 10		Primeros vertebrados (ostracodermos). Nautiloides, *Pilina*, otros moluscos. Trilobitas abundantes	Ninguna
			Clima templado, inundaciones	
	Cambriano 600 ± 50		Trilobitas dominantes. Primeros euriptérides, crustáceos. Moluscos, equinodermos. Esponjas, cnidarias, anélidos. Tunicados	Ninguna
Pre-Cambriana 2.000			*Glaciales periódicos*	
			Fósiles escasos pero muchos protistas y el Phylum invertebrado probablemente presentes	Ninguna

* De *Biology* por John W. Kimball (Addison-Wesley.)

Este cuadro presenta una estructura sobre la que se puede ver la evolución y el desarrollo de la vida. Da algún sentido del orden de aparición de las formas vivientes en la Tierra y de la escala del tiempo en el cual se desarrollaron.

Es difícil de imaginar una escala de medida basada en períodos de tiempo de billones y millones de años. Podemos comparar toda la historia de la vida en la Tierra con una escala de veinticuatro horas, indicando la aparición de las diversas formas en las «horas del día». Si nosotros asumimos que el origen de la vida fue un minuto después de la medianoche, los primeros fósiles no comenzaron a aparecer sino a las 6 p. m. Más aún: la Edad de los Mamíferos comenzó a las 11 p. m. y el hombre apareció a las 11 y 59. La corta historia de nuestra especie en la Tierra es una indicación de la cantidad de tiempo que se cree que se ha empleado desde el origen de la vida hasta el estado presente a través de la evolución.

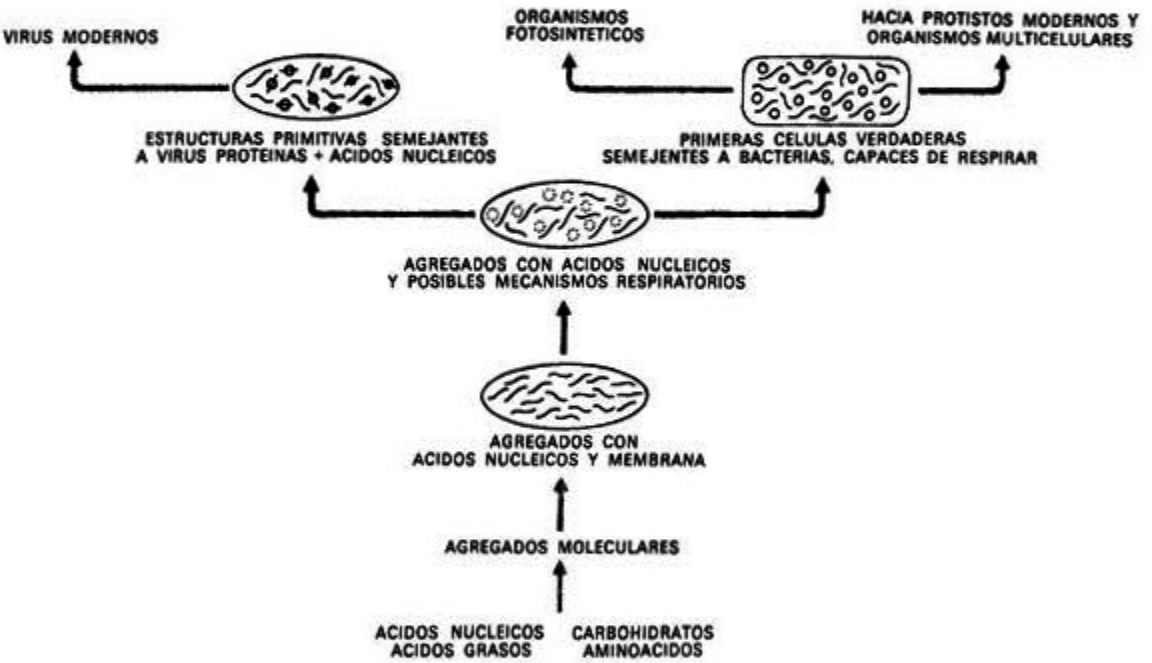


FIG. 20-7. Arbol evolutivo del desarrollo del origen de la vida. Esta es una organización muy tentativa. Evidencia de un orden definido de desarrollo, o aun tipos de formas existentes en estos tiempos, se pueden hipotetizar solamente para los períodos en donde hay evidencia de fósiles, aunque sea poca.

20-6 CONCLUSION

En el presente capítulo se han visto varias teorías sobre el origen de la vida. Se discutió en detalle la teoría de la quimiosíntesis. Se ha visto cómo esta teoría trata de explicar el origen de la vida por medio de procesos químicos y físicos. Aunque las teorías generales de quimiosíntesis hasta ahora son bastante tentativas, muestran la posibilidad de desarrollarse en una teoría más completa y significativa en el futuro.

En la figura 20-7 se presenta un resumen del desarrollo primitivo de la vida, como se ha descrito en la teoría de la quimiosíntesis.

También se vio cómo los geólogos han llegado a una escala del tiempo para los varios estratos. Midiendo la descomposición radioactiva, ha sido posible establecer con bastante certeza las edades de las rocas y de los fósiles. Los paleontólogos tienen ahora una idea aceptable de la edad de las diferentes especies, las épocas en que ciertas formas aparecieron y las épocas en que otras se extinguieron.

Aunque el trabajo de los bioquímicos, como Miller y Fox, ha mostrado que las moléculas biológicamente importantes se pueden formar espontáneamente bajo ciertas condiciones de laboratorio, esto no quiere decir que estemos cerca de producir la vida en un tubo de ensayo. La síntesis hasta de las formas más simples que se podrían llamar vivas, es un trabajo infinitamente complejo. Si esto se llevará a cabo o no es una pregunta para el futuro.

EJERCICIOS

1. Explique brevemente cómo se cree que las formas vivientes celulares se pudieron haber originado a partir de moléculas simples como aminoácidos, carbohidratos, lípidos y ácidos nucleicos.
2. ¿Cuál es la importancia de los virus en los experimentos que se han hecho con ellos en cuanto a las teorías modernas sobre el origen de la vida?

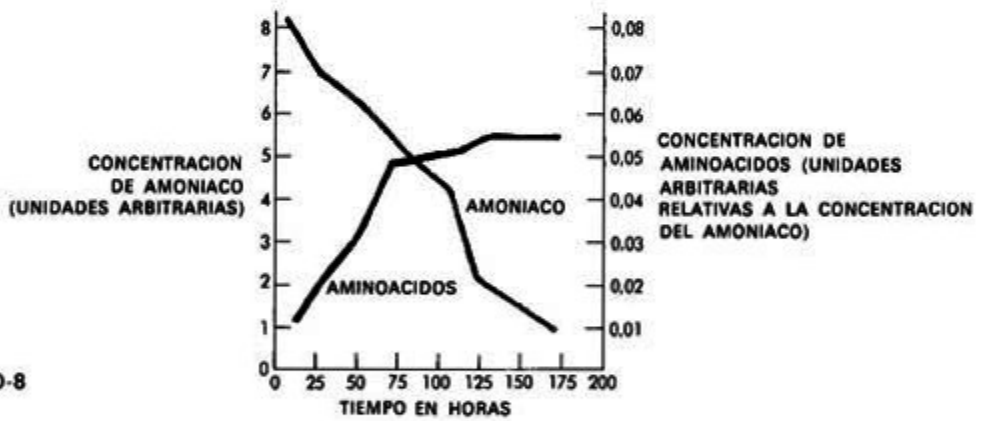


FIG. 20-8

3. La Fig. 20-8 es una gráfica tomada del experimento de Stanley Miller, descrito en la Sección 20-3. Considerando su trabajo y la gráfica, conteste las siguientes preguntas.
   a) ¿Sería razonable concluir que el amonio en el experimento de Miller se incorpora en la formación de aminoácidos? ¿Por qué? Razone.
   b) La curva para concentración de aminoácidos está trazada con una escala de magnitud diferente a la de la concentración de amoníaco. ¿Cuál es la diferencia en magnitud? ¿Por qué se hace esto? Haga una curva que represente el cambio en la concentración de aminoácidos con la misma escala que para amonio.
   c) La concentración de Metano no se muestra en la Fig. 20-8. Si se mostrara, ¿qué forma cree usted que tendría la línea? ¿Por qué?
4. El Dr. Sidney Fox llevó a cabo una cantidad de experimentos que fueron una continuación del trabajo de Stanley Miller. El calentó una mezcla seca de varios aminoácidos hasta unos 90° C. El análisis de los resultados mostró que se habían formado gran número de polipéptidos. El encontró

que si calentaba los aminoácidos en presencia de ácido fosfórico, los polipéptidos se formaban a temperaturas tan bajas como 71° C. Los polipéptidos producidos en esta forma podían romperse con enzimas animales específicas. Además, las bacterias los podían utilizar como alimento.

a) ¿Qué muestra este experimento en relación con la idea de que las sustancias orgánicas se podrían haber formado en la tierra primitiva por acción del azar? ¿Son los organismos vivos esenciales para la síntesis de moléculas orgánicas?

b) Desde un punto de vista termodinámico, ¿qué importancia tiene el hecho de que los polipéptidos se formen a bajas temperaturas en la presencia de ácido fosfórico?

c) En los experimentos de Fox, ¿qué evidencia permite sugerir que las proteínas formadas por métodos experimentales son similares a las proteínas activas encontradas en los organismos vivientes?

d) ¿Sería lógico concluir que las proteínas formadas en la tierra primitiva (antes de que apareciera la vida) eran similares a las proteínas que más tarde fueron incorporadas en la materia viviente de organismos? ¿Por qué? Razone.

5. Identifique las presiones de selección que podrían haber estado operando en cada uno de los puntos del desarrollo que se dan a continuación:
   a) Formación de membrana alrededor de los agregados moleculares complejos de ácidos nucleicos.
   b) Desarrollo de procesos respiratorios definidos.
   c) Desarrollo de mecanismos fotosintéticos.
6. Los científicos no sostienen que la idea que trata de explicar el origen de la vida por un concepto de creación especial es necesariamente un error, sino solamente que este concepto está fuera del campo de la ciencia. Explique por qué debe ser así.
7. ¿De qué manera fueron los experimentos de Redi y Pasteur pruebas concluyentes o no de que la generación espontánea no ocurre? ¿Estuvieron diseñados sus experimentos para probar o negar una hipótesis?
8. ¿Por qué son poco satisfactorias las teorías que explican el origen de la vida en la Tierra a partir de esporos traídos a la Tierra en meteoritos?
9. Describa el proceso de determinación de la edad de la Tierra por radioactividad. ¿En qué principio se basa?
10. Aunque la vida se originó en la Tierra hace dos billones de años, se necesitaron $^3/_4$ de este tiempo para que las formas en desarrollo pudieran dejar fósiles aceptables. Sin embargo, una vez que ocurrió esto, se desarrollaron muchas formas de vida diversas en un período de tiempo corto. Trate de explicar el principio lento de la vida y su subsecuente velocidad rápida de crecimiento.

LECTURAS SUGERIDAS

I. Sobre las teorías del origen de la vida

CLARK, F. y R.L.M. SYNG (eds.), *The Origin of Life on the Earth* (New York: Pergamon Press, 1959). Esta es una serie de publicaciones (y comentarios) del primer simposio internacional sobre «El Origen de la Vida» que se llevó a cabo en Moscú, del 19 al 24 de agosto de 1957, bajo los auspicios de la Unión Internacional de Bioquímica. Contiene muchos artículos interesantes sobre el origen de la vida, la evolución de sistemas bioquímicos y la naturaleza de los virus.

MILLER, STANLEY L., «The Origin of Life» in *This is Life*, ed. por W.H. Johnson y W.C. Steere (New York: Holt, Rinehart & Winston, 1962), pp. 317-342. Este artículo revisa toda el área cubierta en el presente capítulo, describiendo en algún detalle los propios experimentos de Miller.

OPARIN, A.I., *The Origin of Life* (New York: Dover, 1953). Esta es una separata del trabajo original de Oparin, publicado en 1938. Expone en gran detalle la hipótesis de Oparin y es de interés para aquellos que quieren profundizar en el tópico del origen de la vida.

RUSH, J.H., *The Dawn of Life* (New York: Signet Library, 1963). Este libro, escrito por un físico, trata la historia completa del origen de la vida desde la formación de la Tierra, a través de la formación de células vivientes, hasta la «aparición de la mente». Trata de definir la vida, y de discutir las maneras de operación del encéfalo como si fuera un circuito eléctrico o una computadora. Estimulante, a veces es demasiado abstracto.

WALD, GEORGE, «The Origin of Life.» *Scientific American*, agosto de 1954, p. 44.

II. Sobre virus

FRAENKEL-CONRAT, H., «Rebuilding a Virus.» *Scientific American*, junio de 1956, p. 42. Este artículo se relaciona con el estudio del problema de cómo se construyen los virus. Describe los experimentos utilizados para desarmar las cepas del TMV y el HR para formar el híbrido, con ácido nucleico del HR y proteínas del TMV.

SMITH, K.M., *Virus* (Cambridge: Cambridge University Press, 1962). Este es un tratado adecuado y corto, el cual está muy bien ilustrado.

STANLEY, W.M., y E.G. VALENS, *Virus and the Nature of Life* (New York: E.P. Dutton and Co., 1961). Esta es una de las mejores introducciones que se consiguen para el estudio de virus. Bien escrita, bien ilustrada, es una historia fascinante de los tipos de virus, los métodos que se usan para estudiarlos y los tipos de condiciones patológicas que causan en animales.

WEIDEL, W., *Virus* (Ann Arbor: University of Michigan Press, 1959). Este es un folleto muy útil que contiene mucha información sobre virus. Bien escrito e interesante, con buenas ilustraciones.

CAPITULO 21

LA EVOLUCION DE LAS PLANTAS

21-1 INTRODUCCION

La gran variedad y número de plantas que habitan hoy la Tierra, parecen haberse originado de un antepasado común hace más o menos dos billones de años, cuando la disminución en la cantidad de carbohidratos inició una presión de selección, favoreciendo los procesos autotróficos. Una vez que aparecieron los mecanismos para estos procesos evolucionó un nuevo grupo de organismos —las plantas—. En este capítulo seguiremos el desarrollo evolutivo de las plantas, desde el origen de los primeros autotrofos hasta la aparición de las plantas con flores. Aunque se discutirán muchas características en relación con cada tipo de plantas, se pondrá especial énfasis en la evolución de los procesos reproductivos. Es en esta área, tal vez más que en ninguna otra, en donde se han originado los problemas críticos de adaptación en el mundo de las plantas.

21-2 LOS PRIMEROS AUTOTROFOS

Aunque la naturaleza exacta de los primeros autotrofos es incierta, ellos pudieron haber sido semejantes a un alga verde azulada o las actuales bacterias fotosintéticas verdes. Tanto las algas verdes azuladas como las bacterias, representan ramas evolutivas que no han dado origen a ninguna otra forma. Sin embargo, ambas han sufrido radiación adaptativa, produciendo un gran número de representantes modernos. En la Fig. 21-1 se muestra un diagrama de las posibles relaciones evolutivas de estas formas.

Puesto que las bacterias sulfurosas verdes son autotrofas, presentan un desarrollo evolutivo separado del de las bacterias heterótrofas. Sin embargo, en otras características, como son la estructura de la pared celular y la organización del material nuclear, las bacterias heterótrofas y sulfurosas verdes son muy similares; por lo tanto, en la siguiente descripción general de las características de la bacteria, se consideran ambos tipos al mismo tiempo.

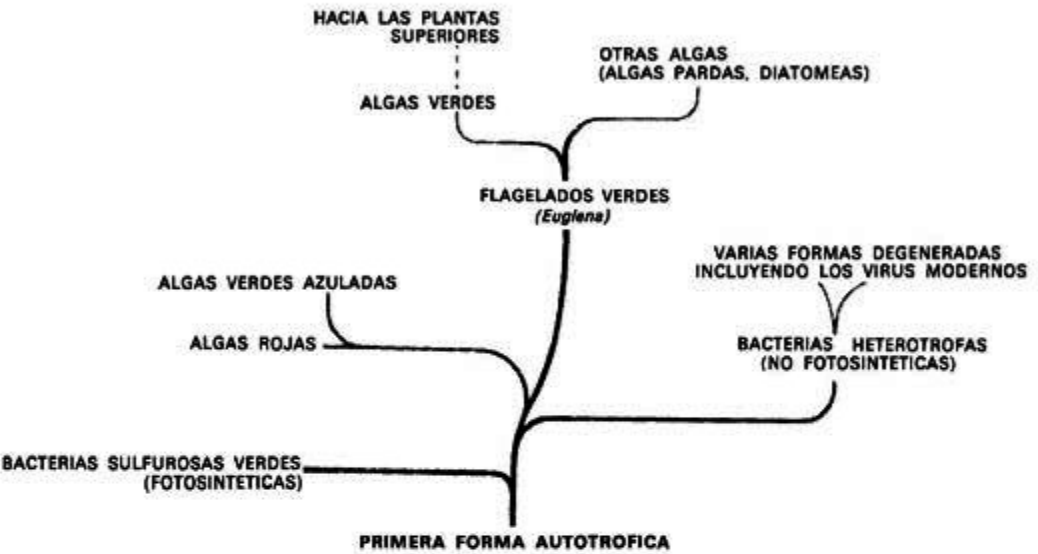


FIG. 21-1. Posible desarrollo evolutivo de los primeros autotrofos.

Las bacterias. En la Fig. 21-2 se muestran algunos ejemplos de los diferentes tipos de bacterias. La mayoría de las bacterias son inofensivas, aunque a menudo se asocian con enfermedades. Se ha estimado que solamente una de cada 20.000 cepas de bacterias es realmente patógena para el hombre. En realidad, muchas especies de bacterias son considerablemente beneficiosas. No solamente son esenciales para el ciclo de los materiales en la naturaleza (nitrógeno y carbono por ejemplo), sino que también tienen un gran valor comercial. Son esenciales en la fabricación de algunos productos como el queso, alcohol etílico, ácido acético (vinagre) y acetona. Las bacterias también están relacionadas con algunos procesos como el curtimiento de pieles, la cura del tabaco y la desaparición de la basura.

Las células bacterianas tienen una longitud que varía entre 1 y 10 micras y un espesor que varía entre 0,2 y 1 micra. Aunque la mayoría de las bacterias se encuentran como células separadas, algunas se pueden hallar formando filamentos o cadenas de células. La célula bacteriana está cubierta por una pared celular. Muchas bacterias también tienen una cápsula que rodea la pared celular. La cápsula está compuesta generalmente de un tipo de polisacárido, mientras que la pared celular está compuesta de otro. Ciertas enzimas (llamadas **lisozimas**) producidas por animales y plantas superiores son capaces de romper la cápsula y la pared celular de las bacterias, dejando el protoplasma de la bacteria sin protección y pudiendo

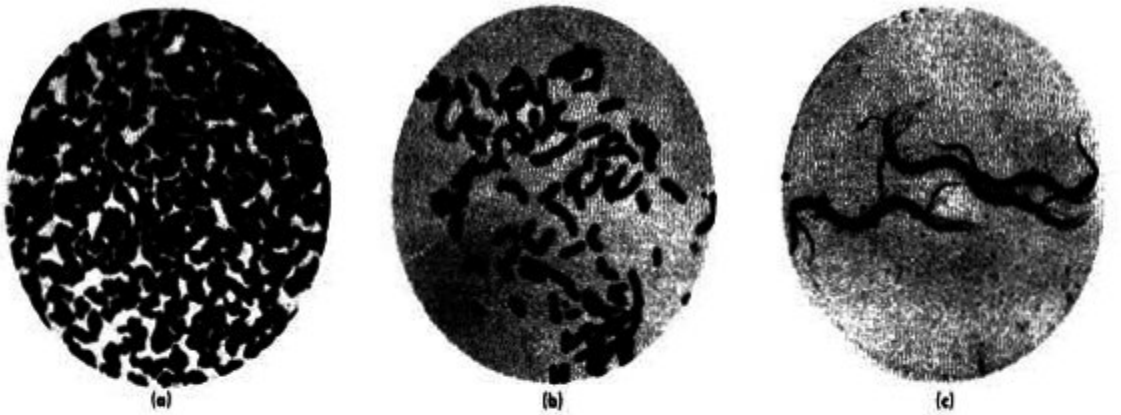


FIG. 21-2. Fotografías de los tres tipos de bacterias de acuerdo con su morfología. (a) La esférica o coco *(Micrococcus)*. (b) Las que tienen forma de bastón o bacilos *(Azobacter)*. (c) La forma espiral o espirilo *(Spirillus volutans)*. (Foto cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago.)

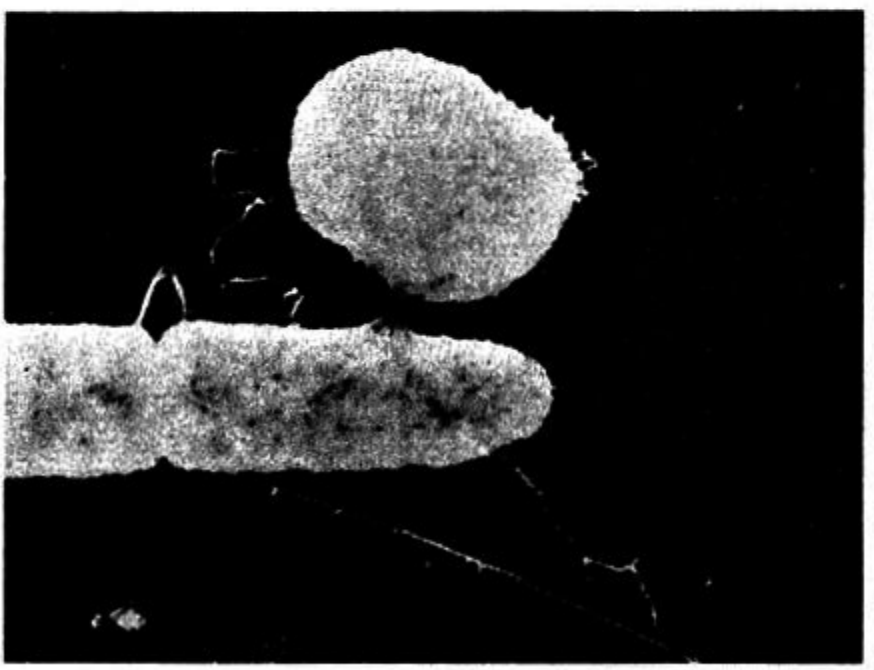
FIG. 21-4. Conjugación entre dos cepas de bacteria de *Escherichia coli* que se pueden parear. Nótese el puente de conjugación, un filamento delgado de citoplasma que conecta las dos células. A través de este puente se intercambia el material genético entre las bacterias. (Foto cortesía del Dr. Thomas F. Anderson, Institute for Cancer Research.) ▶

FIG. 21-3. Cultivo bacteriano (en caja de petri) con muchas colonias. Cada colonia desciende de una sola bacteria. Por lo tanto, todas las células en una determinada colonia son genéticamente idénticas.

entonces ser atacado por otras enzimas o por glóbulos blancos sanguíneos que se comen las bacterias. Es obvia la ventaja selectiva que representa la producción de enzimas como la lisozima para los organismos superiores.

A través de su desarrollo evolutivo, las bacterias se han especializado en una reproducción eficaz y rápida. Todas las bacterias se reproducen por fisión, es decir, partiéndose en dos. Cada bacteria hija recibe un complemento genético completo. Bajo condiciones óptimas* una sola bacteria se puede madurar y dividir en más o menos media hora. Los descendientes de una bacteria forman una **colonia.** En la Fig. 21-3 se muestran muchas colonias bacterianas creciendo en un medio de agar. Puesto que todas ellas descienden de una sola célula, los miembros de la colonia, tendrán generalmente una composición genética idéntica. Dividiéndose a su máxima velocidad, una sola bacteria, en un día y medio, produciría una colonia que pesaría 907,19 toneladas. Un investigador ha calculado que en una semana, una sola bacteria produciría un grupo de células cuya masa igualaría a la de la Tierra. Desde luego, nunca se produce un crecimiento así, porque las condiciones óptimas muy rara vez están presentes durante mucho tiempo (ver la Sección 18-5).

En general, la sexualidad, en la forma que nosotros la imaginamos en organismos superiores, no existe entre las bacterias. Algunas especies tienen tipos que se aparean, cepas positivas o negativas, que intercambian material genético por **conjugación** (ver la Fig. 21-4).



* Las condiciones óptimas para el crecimiento de las bacterias incluyen una temperatura de unos 37 a 38° C (para la mayoría de las formas), un aprovisionamiento adecuado de materiales nutritivos y relativamente poca competencia por espacio en el medio de cultivo.

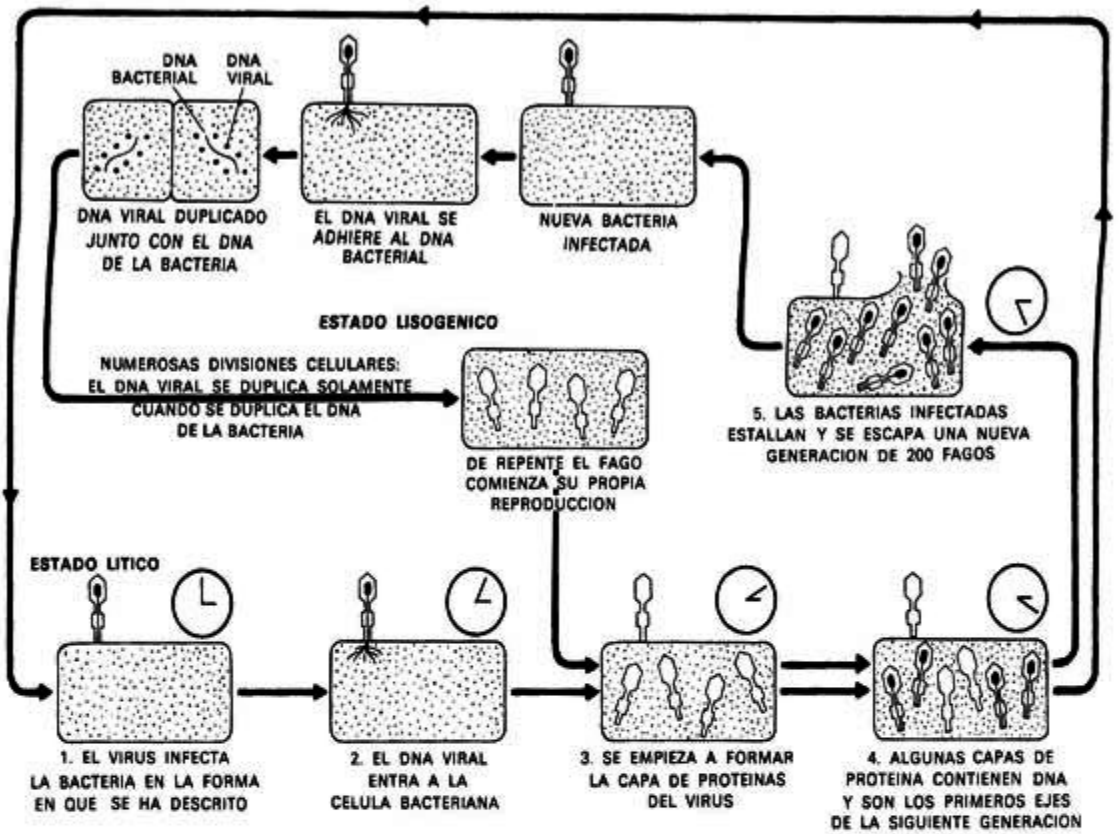


FIG. 21-5. Etapas en el ciclo de vida del bacteriófago T2, que parasita la bacteria *E. coli*. El estado lítico incluye la infección inmediata de una sola bacteria. El estado lisogénico, que ocurre bastante a menudo (pero no a intervalos fijos) incluye el «descanso» del DNA del fago durante un periodo, al final del cual el fago se duplica para formar nuevos virus, matando así la célula.

Esto podría representar los principios de diferenciación de sexos. La conjugación tiene una ventaja evolutiva definitiva para la bacteria. El intercambio de material genético permite la recombinación de características y, por lo tanto, brinda un material nuevo para la evolución.

La bacteria sulfurosa verde (muy similar a la bacteria sulfurosa purpúrea) posee clorofila y, por lo tanto, es capaz de producir carbohidratos con la ayuda de la energía solar. Como se vio en el Capítulo 8, las bacterias fotosintéticas verdes, en lugar de oxidar agua, como es característico en las plantas superiores, oxidan ácido sulfhídrico, como se muestra en la siguiente ecuación:

$$H_2S + CO_2 \xrightarrow{luz} (CH_2O)n + S. \qquad (21\text{-}1)$$

La clorofila de estas bacterias es casi idéntica a la de las plantas superiores y a la

de las algas verdes azuladas*. Este hecho apoya la idea de que las actuales bacterias sulfurosas verdes probablemente son descendientes directos de las primeras formas autotróficas.

La Fig. 21-1 indica que los virus de hoy pueden descender de las bacterias. Se ha sugerido que los virus pueden ser bacterias altamente especializadas —tan especializadas que, en realidad, han perdido toda su maquinaria celular y se pueden reproducir solamente dentro de células que ya existen. Posiblemente son bacterias que han preservado solamente una capa de proteínas (la pared celular) y el ácido nucleico.

Una forma de virus, el bacteriófago, parasita las bacterias mismas (ver las Figuras 1-1 y 3-3). Los bacteriófagos inyectan su propio DNA en la célula bacteriana; esto lleva a la producción de nuevos virus y, finalmente, a la total destrucción de la bacteria. En la figura 21-5 se muestra el ciclo de vida de un bacteriófago.

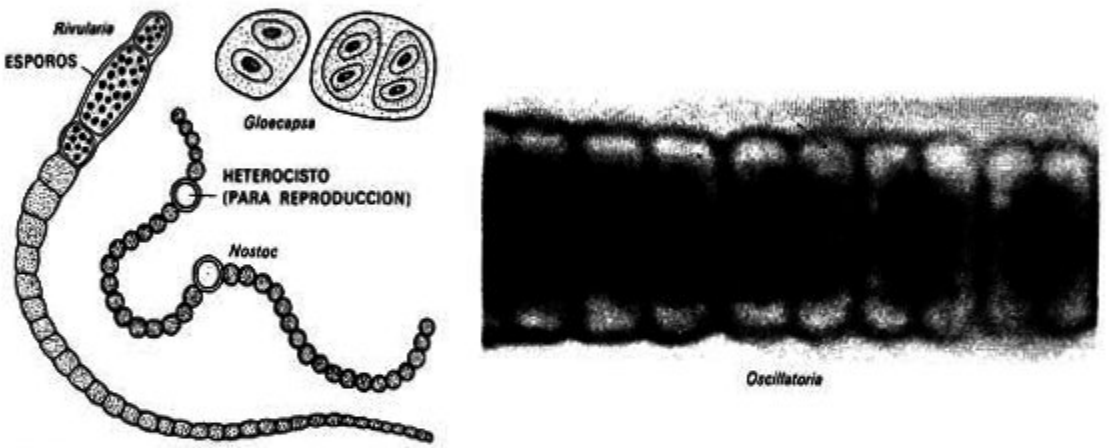


FIG. 21-6. Cuatro géneros del phylum Cyanophyta, las algas verdes azuladas. Todos estos organismos poseen clorofila *a*, y otros muchos pigmentos. Uno de estos pigmentos, la ficocianina, es responsable del color verde azulino característico de las cyanophitas. En la fotografía de **Oscillatoria**, nótese el material nuclear difuso, característico de las algas verdes azuladas y de las bacterias. (Foto cortesía de W. W. Robbins y T. E. Weier, *Botany*. New York: John Wiley & Sons, 1950, p. 304. Utilizado con permiso.)

Las algas verdes azuladas. En la Fig. 21-6 se muestran muchos ejemplos de algas verdes azuladas existentes hoy en día. Aunque son unicelulares, en muchas especies estas algas están unidas formando cadenas largas o pequeños grupos (como en la *Oscillatoria* o el *Nostoc*). La forma más familiar de algas verdes azuladas es probablemente la *Oscillatoria*. Se encuentra a menudo flotando en la superficie de lagos en el verano. Si se examinan los filamentos de la *Oscillatoria* bajo un microscopio, se puede ver un movimiento suave hacia atrás y hacia adelante. No hay todavía una hipótesis satisfactoria que explique cómo ocurre este movimiento.

* La bacteria fotosintética púrpura contiene un segundo tipo de pigmento, la bacterioclorofila, que tiene bastantes diferencias con la clorofila de las plantas verdes. Uno de los resultados de esta diferencia es que la bacterioclorofila tiene un color gris azulino.

Las algas verdes azuladas, como las bacterias, se reproducen por fisión. Teóricamente las especies filamentosas pueden crecer hasta alcanzar longitudes ilimitadas. Sin embargo, generalmente los filamentos se rompen antes de llegar a ser demasiado largos. Esto se debe a algún tipo de acción mecánica, como son los movimientos de las corrientes de agua, o debilidades en ciertas partes de la cadena. La mayoría de las formas de algas filamentosas muestran un tipo primitivo de especialización. Algunas células del filamento se convierten en **esporos** inmóviles, de paredes gruesas, que preservan el alga durante períodos poco favorables. Estos esporos, a diferencia de los esporos de plantas superiores, no son verdaderas células reproductoras, pero, puesto que están formados solamente por ciertas células de un filamento, sí representan un tipo de especialización simple.

En muchos aspectos de su estructura celular, las algas verdes azuladas son muy similares a las bacterias (especialmente a las bacterias sulfurosas verdes). Ambos tipos de organismos están compuestos de una sola célula y ambos contienen clorofila. En ninguno de los grupos está la clorofila dentro de plastidios, y ninguno de los grupos tienen una membrana nuclear alrededor de su material cromosómico. Más aún, ninguno de los grupos muestra movimiento citoplasmático.

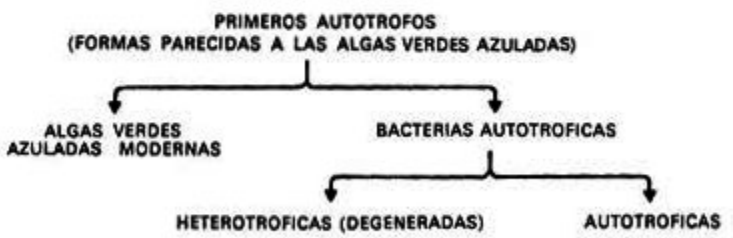
Esta y otras evidencias, sobre todo sus peculiares similaridades bioquímicas, indican que las algas verdes azuladas y las bacterias pueden compartir perfectamente un ancestro común.

No obstante, el hecho de que las algas verde azuladas y las bacterias están íntimamente relacionadas, no indica su orden de descendencia. Uno de los problemas que encuentran los biólogos es el tratar de averiguar estas relaciones evolutivas. En este caso, por ejemplo, hay dos hipótesis alternativas:

Hipótesis I: *Si...* los primeros autotrofos fueron similares a las algas verdes azuladas modernas, ...

Predicción I: *entonces...* ellos debieron haber dado origen a (1) las algas verdes azuladas modernas, y (2) a las bacterias, algunas de las cuales permanecieron autotróficas, mientras que la mayoría degeneraron a formas heterotróficas.

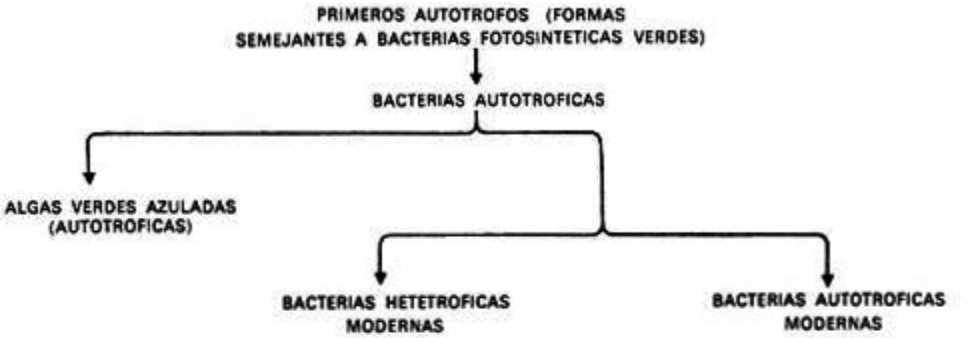
Este esquema se podría diagramar así:



Hipótesis II: *Si...* los primeros autotrofos fueron similares a las modernas bacterias fotosintéticas verdes, ...

Predicción II: *entonces...* dos grupos debieron haberse derivado (1) bacterias heterotróficas (de nuevo por degeneración) y (2) una forma nueva, las algas verdes azuladas.

El segundo esquema se puede presentar así:



¿Se posee alguna evidencia que permita decir cuál de estas dos hipótesis es la verdadera? Desafortunadamente, no. Sin embargo, tenemos una pista. Casi todas las algas verdes azuladas son filamentosas. No es difícil imaginar que su carácter filamentoso se originó, en el curso de la evolución, de una falla en la separación de las células individuales, después de la división. Las células individuales de una forma semejante de bacterias pueden perfectamente haber permanecido juntas en cadenas largas después de la fisión, y si estas células eran fotosintéticas, podrían haber sido los antecesores de las algas verdes azuladas. (Un mecanismo similar a la hipótesis para el origen de las algas verdes filamentosas, que se discutirá en la Sección 21-3.)

De acuerdo con esto, la hipótesis II parece ser la más probable. Debe hacerse énfasis en que esta solución es altamente especulativa, y que muchos biólogos están en desacuerdo sobre el orden exacto de la descendencia. El problema se hace más difícil por la falta de conocimientos específicos. Los registros de fósiles son de muy poca ayuda en esta materia, aunque recientes estudios en paleobotánica y paleobioquímica constituyen cierta esperanza en relación con la información en este aspecto.

21-3 LA EVOLUCION DE LAS VERDADERAS CELULAS VEGETALES: FLAGELADOS VERDES Y ALGAS VERDES

La organización hipotética que se muestra en la Fig. 21-1 indica que el antecesor común que dio origen a las algas verdes azuladas y a las bacterias también dio origen a una tercera línea de desarrollo: los flagelados verdes. Estos, a su vez, podrían haber dado origen a una variedad de otros tipos de algas, incluyendo las algas verdes *(Phylum chlorophyta)*. Se cree que las algas verdes, por su parte, son los antepasados comunes de todas las plantas superiores.

Los flagelados verdes probablemente representen el grupo de plantas más primitivas, con células que poseen todas o casi todas las características de las células de las plantas superiores de hoy en día. Los flagelados verdes tienen verdaderos cromosomas contenidos dentro de núcleos definidos y sus diversos pigmentos (como la clorofila) están localizados en plastidios. También poseen organelos,

tales como las mitrocondrias, que no están presentes en las algas verdes azuladas ni en las bacterias.

Los flagelados verdes muestran reproducción, tanto sexual como asexual. La reproducción sexual entre estas formas es más definida que la que muestran las bacterias. En el ciclo de vida de un flagelado verde típico, vemos por primera vez el desarrollo de gametos. La Fig. 21-7 (a) muestra dos representantes modernos de los flagelados verdes.

FIG. 21-7. (a) Dos ejemplos del phylum Euglenophyta. Estos, son flagelados verdes y son móviles. (b) Fotomicrografías de varios miembros del phylum Clorophyta, las algas verdes. De izquierda a derecha *Ulothrix, Spirogyra,* y el *Volvox,* la forma colonial. (Fotos cortesía de General Biological Supply House Inc., Chicago.)

El ciclo de vida de las *Chlamydomonas* muestra la forma menos diferenciada de reproducción sexual primitiva (ver la Fig. 21-8). En su estado sexual, se unen dos células de *Chlamydomonas* (cada célula es haploide) para producir un cigote diploide. El cigote diploide generalmente se queda en una condición latente. En la primavera, el cigote prosigue con meiosis, y se producen generalmente cuatro células haploides que se convierten en individuos maduros. Es característica de todas las algas que las células de los individuos maduros sean haploides y por lo tanto, llevan solamente una serie de genes. La fase diploide se restringe al período latente inactivo.

Cuando dos organismos individuales se unen para producir un cigote, actúan, hasta cierto punto, como gametos. La reproducción por dos gametos que son morfológicamente iguales, es decir, que no hay diferencias entre el macho y la hembra, se conoce como **isogamia,** y las dos células son llamadas **isogametos.** La isogamia es característica de muchas algas verdes y de flagelados verdes.

Las algas verdes comprenden principalmente formas filamentosas o coloniales. En la Fig. 21-7 (b) se muestran tres ejemplos de algas verdes. Se ha formulado

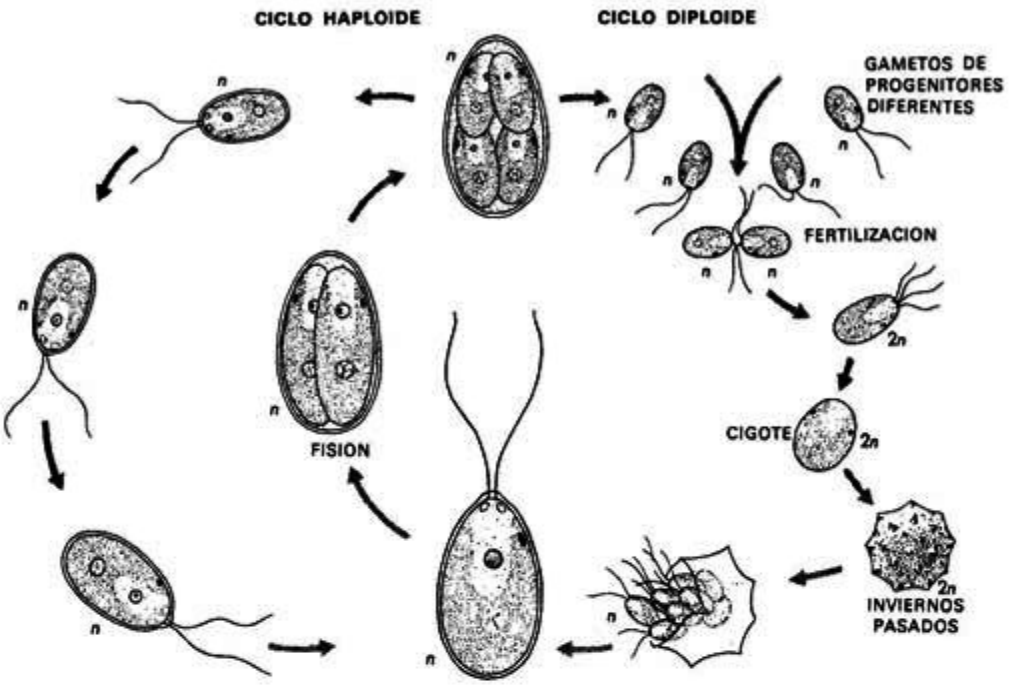


FIG. 21-8. Ciclo de vida del alga verde *Chlamydomona*, que se encuentra generalmente en piscinas, lagos y suelos pantanosos. La reproducción asexual se muestra a la izquierda y la reproducción sexual a la derecha. En el centro, hacia abajo, está una vista aumentada de un individuo. (De acuerdo con C. A. Villee, *Biology*, tercera edición. Philadelphia: W. B. Saunders, 1957, p. 165.)

la hipótesis de que estos organismos se originaron de flagelados unicelulares por la falta de separación de estas células después de la división. De esta manera se podrían haber desarrollado filamentos largos o colonias redondeadas de organismos. La relación es aún más clara en el caso de colonias como el *Volvox*. La célula de *Volvox* contiene dos flagelos, y se parece muchísimo a las células individuales de *Chlamydomonas*.

El alga verde *Spirogyra* presenta un ligero avance sobre los flagelados en cuanto a la diferenciación de sus gametos. La *Spirogyra* normalmente se reproduce asexualmente por división celular, los filamentos crecen en longitud hasta que se rompen. Sin embargo, en el otoño, los filamentos de esta alga sufren conjugación. Aunque hemos hablado ya de la conjugación que se lleva a cabo en las bacterias, el proceso es más complejo en la *Spirogyra*. Al principio de la conjugación de la *Spirogyra*, los dos filamentos están colocados uno al lado del otro, y se desarrolla un **tubo de conjugación** entre cada par de células opuestas [ver la Fig. 21-9 (a)]. Entonces la masa celular (excluyendo la pared celular) de cada célula en *ambos* filamentos se vuelve redonda formando una masa esférica. La masa celular de una célula determinada de un filamento pasa a lo largo del tubo de conjugación a la célula correspondiente del otro filamento. Dentro de las células receptoras, las dos masas celulares forman un cigote diploide. Este cigote generalmente desarrolla una fuerte pared celular y se queda en el fondo del lago durante el invierno. En la primavera, sufre divisiones meióticas para formar cuatro núcleos haploides. Tres de estos

núcleos se degeneran pero el cuarto crece hasta formar un filamento maduro de *Spirogyra*.

El proceso de conjugación en *Spirogyra* nos permite formular una hipótesis sobre el tiempo en que se produjo la diferenciación entre los sexos. Se pueden formular las siguientes hipótesis alternativas:

Hipótesis I: *Si...* no hay diferencia entre dos filamentos conjugantes de *Spirogyra*, ...

Predicción I: *entonces...* se esperaría entrecruzamientos al azar entre las masas celulares de los dos filamentos.

Hipótesis II: *Si...* hay una diferencia entre los dos filamentos conjugantes de *Spirogyra*, ...

Predicción II: *entonces...* se esperaría que todas las células de un filamento pasaran al otro filamento.

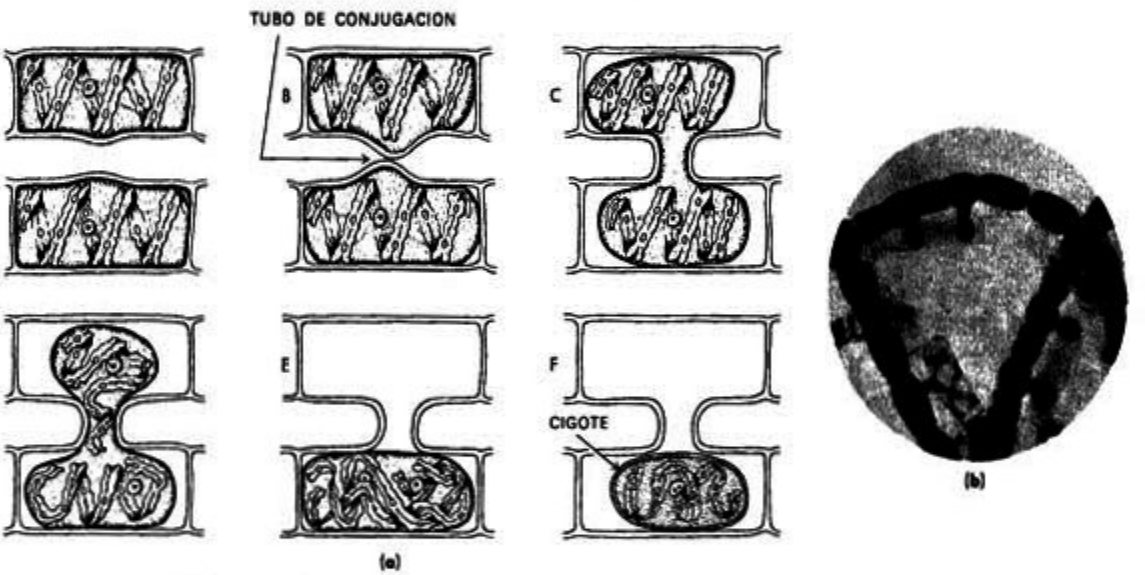


FIG. 21-9. (a) Conjugación de *Spirogyra*. Las fases A-F muestran el progreso de este proceso. (b) Varias fases de dos filamentos que se conjugan. (Foto cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago. Aumento × 180.)

Como se puede ver en la Fig. 21-9 (b), todas las masas celulares de un filamento pasan y se combinan con las masas celulares del otro filamento. Esta observación apoya la segunda hipótesis: que debe haber algunas diferencias (no estructurales, y por lo tanto probablemente bioquímicas), entre los dos filamentos de un par conjugante. Las masas celulares de cada filamento se pueden considerar como gametos. Las masas celulares móviles activas, se pueden considerar como representantes de un tipo primitivo de gameto masculino, y las masas celulares inmóviles y pasivas, como un tipo primitivo de gameto femenino.

Las algas verdes amarillentas, como, por ejemplo, la *Vaucheria* (Fig. 21-10), se reproducen por medio de gametos masculinos y femeninos—verdaderos esperma-

tozoide y óvulo—. Este tipo de reproducción en el cual los gametos están diferenciados en forma de macho y hembra, se conoce como *heterogamia*. La heterogamia es una característica de las plantas superiores.

¿Qué valor adaptativo tiene el desarrollo de gametos especializados? Un óvulo pasivo puede guardar un exceso de alimento (yema) para que el cigote lo utilice en las primeras etapas de su vida. Solamente los espermatozoides deben gastar energía para llegar hasta el óvulo. En el caso de los isogametos, ambos son igualmente activos, ninguno de los dos tiene mucha posibilidad de guardar alimento para la descendencia. La provisión de alimento que le permite al organismo joven llegue hasta cierta etapa tiene un gran valor de supervivencia para una especie.

Varias formas de algas aparentemente han evolucionado de los flagelados verdes; entre ellas están las algas pardas (**algas marinas**) y las **diatomeas** (ejemplos de algas castañas doradas) para mencionar solamente dos (ver la Fig. 21-1). Algunas de las algas marinas gigantes se extienden hasta 50 ó 60 pies formando una superficie plana de muchas capas celulares incrustadas en una matriz gelatinosa. Cualquiera que haya estado a la orilla del mar o haya vivido en la costa durante algún tiempo, habrá visto gran número de estos tipos de algas. Las algas marinas se llaman a menudo «maleza del mar». Sin embargo, este término no es apropiado. Las algas nunca se aproximan a la complejidad de las plantas vasculares, entre las cuales están las verdaderas «malezas».

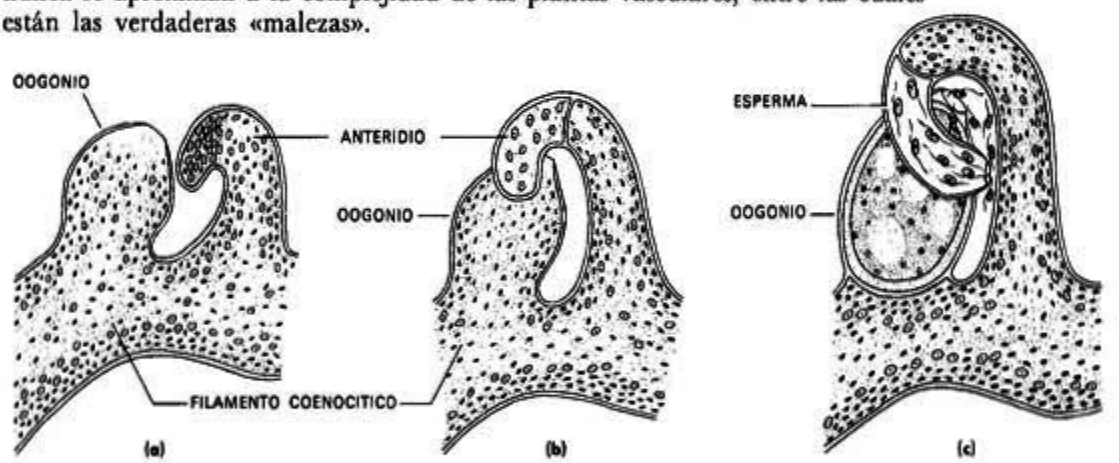


FIG. 21-10. Reproducción en el alga verde amarillenta, *Vaucheria*. El filamento no es común en cuanto no contiene paredes celulares que se crucen. Los órganos especializados en la producción de gametos se ramifican de este filamento. El anteridio produce espermas. Los anteridios maduros se inclinan de tal manera que liberan el espermatozoide muy cerca de la abertura en el oogonio. Los cigotes se desarrollan dentro del oogonio.

Las diatomeas son una forma de alga que vive tanto en habitats marinos como de agua dulce. Pertenecen al *Phylum chrysophyta*. Estas algas viven dentro de pequeñas «conchas», que contienen silicón. Las conchas apenas son lo suficientemente grandes para dar cabida a una sola célula. Las cubiertas están compuestas de dos mitades y a menudo están esculpidas intrincadamente. Cuando la diatomea se reproduce, cada célula hija tiene que producir solamente la mitad de la concha, puesto que hereda la mitad de la concha de la madre. En la Fig. 21-11 se muestran varias diatomeas.

Las diatomeas contienen un pigmento castaño, la fucosantina, lo mismo que clorofilas *a* y *c*. Mediante estos últimos pigmentos, las diatomeas son capaces de llevar a cabo la fotosíntesis. Se ha estimado que las diatomeas sintetizan más o menos los tres cuartos de todo el material orgánico producido en la Tierra.

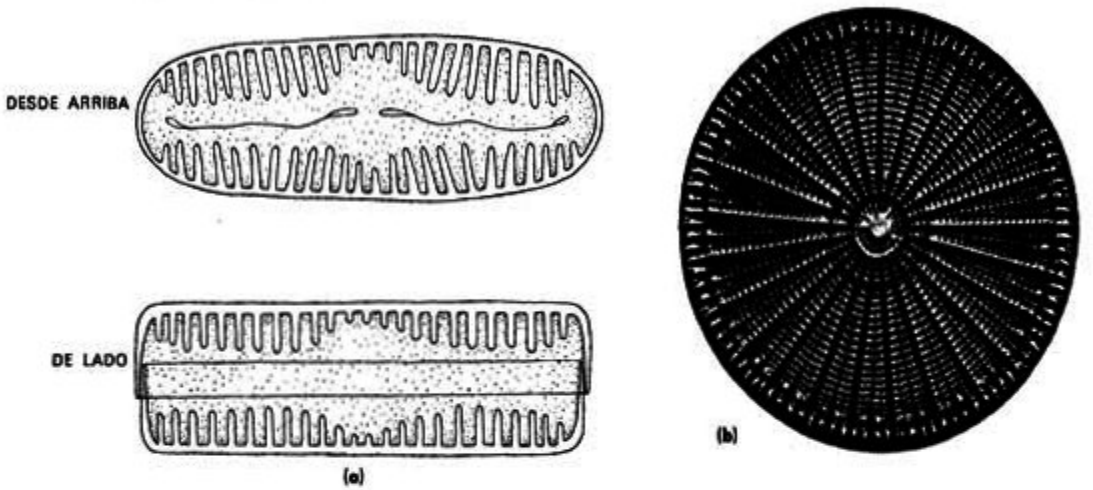


FIG. 21-11. Algunas diatomeas representativas. (a) Vistas de lado y desde arriba de un tipo de diatomea. Nótese que las dos mitades de las capas de silicón encajan bastante bien la una en la otra. (b) La diatomea *Arachnoidiscus ehrenbergi*. La escultura intrincada es parte de la capa de silicón en la cual vive la planta. (Foto cortesía de General Biological Supply House, Inc., Chicago. Aumento × 180.)

21-4 LA PRIMERA INVASION DE LA TIERRA: HELECHOS

Hace unos 500 millones de años las plantas aparecieron por primera vez en la Tierra. Fue el principio de una etapa que condujo al desarrollo de las actuales formas superiores de la vida vegetal. A medida que aumentaba el número de células de algas en los océanos, la competencia por fuentes de energía hizo que la selección natural comenzara a operar. Cualquier ventaja que una planta tuviera sobre otra, aumentaba las probabilidades de que tuviera una existencia más larga y una mayor progenie. Siendo tan escaso el espacio en los océanos, las formas que podían existir fuera del agua por períodos de tiempo aunque fueran cortos, podrían ser favorecidos selectivamente.

Ningún ser viviente, planta o animal, ha podido tener éxito en llevar a cabo los procesos vivientes independientemente de un medio líquido. Aunque muchos organismos existen en áreas separadas de los depósitos de agua, todos están provistos de un medio interno líquido para las células individuales. Sin éste, no podría ocurrir el intercambio normal de materiales necesarios para el metabolismo celular. Los registros de fósiles indican que los primeros organismos terrestres vivieron en áreas bastante húmedas, como son las regiones a orillas de los lagos y de los océanos. Esta zona intermedia brindó un nuevo habitat, en donde se redujo la competencia, pero en donde había todavía suficiente humedad para existir y crecer.

Aunque la existencia terrestre podría haber ofrecido la solución a las condiciones marinas de superpoblación, también trajo con ella algunos nuevos problemas reales. El mayor, como se ha indicado, fue el peligro de deshidratación. En el agua, las algas unicelulares y las bacterias están rodeadas por un medio que les brinda todos sus materiales nutritivos y se lleva todos los desechos metabólicos. Al mismo tiempo, provee un medio para el intercambio osmótico. Al pasar a la tierra seca, la selección natural favoreció las formas que podían reducir la pérdida de agua mientras que continuaban el intercambio de materiales con el medio.

Al dejar el agua también se hizo más difícil la distribución de gametos durante la reproducción sexual. Para los organismos acuáticos, la distribución de gametos es relativamente simple, aunque no muy eficiente. Los espermatozoides y los óvulos se colocan directamente en el agua y la fertilización ocurre allí. Entonces, el agua se convierte en un agente transportador de gametos. Las primeras plantas terrestres se vieron forzadas a usar otros medios de intercambio. Muchas de las formas transicionales que todavía existen hoy (por ejemplo, los helechos) deben vivir en una habitación muy húmeda. Sobre todo porque la humedad es necesaria como un medio por el cual el espermatozoide llega al huevo. Sin embargo, a medida que continúa la evolución, se desarrollaron métodos de transporte de espermatozoides. Hoy, las plantas tienen algunos mecanismos muy especializados para distribuir sus células reproductoras.

A medida que las plantas terrestres compitieron por la luz solar presente, las que podían elevar cualquier parte de sus cuerpos verdes por encima del resto de las plantas eran capaces de absorber más luz. Por consiguiente, la altura se convirtió rápidamente en una gran ventaja. Sin embargo, también aumentó la necesidad de raíces fuertes y células rígidas. La presión de selección favoreció, pues, a las plantas que poseían, a través de mutaciones, fuertes estructuras de apoyo como las tráqueas.

Un cuarto problema que enfrentaron las plantas terrestres fue la especialización y diferenciación de células. Las plantas sencillas eran capaces de absorber todos los materiales primarios para su metabolismo celular directamente del medio que las rodeaba. Cada célula podía satisfacer sus propias necesidades. Sin embargo, en la Tierra, había problemas especiales, como son soporte, absorción, adhesión y almacenamiento de carbohidratos que necesitaban todos una solución especial. La diferenciación de células que llevaran a cabo trabajos especiales, produjo los tipos de tejidos que asociamos ahora con la plantas superiores. Xilema y floema, tejidos protectores y tejido meristemático, todos tenían una función especial. Puesto que las angiospermas poseen todos estos tipos de células en su más alta forma de diferenciación, se consideran hoy las plantas terrestres más avanzadas.

La invasión de la Tierra debió haber sido un proceso largo y difícil. Indudablemente hubo muchos errores que no se anotaron en los registros geológicos. Fue solamente mediante variaciones individuales y de selección natural que las formas mejor adaptadas al medio sobrevivieron para reproducirse. La Fig. 21-12 muestra un esquema posible de la evolución de las plantas terrestres.

Las primeras plantas terrestres que se desarrollaron de las algas verdes fueron probablemente representantes de las traqueofitas (plantas vasculares). Los registros geológicos muestran que la colonización principió en el período Siluriano (hace

unos 425 millones de años) y se hizo prominente durante el Devoniano (hace unos 400 millones de años). De acuerdo con los registros fósiles, las primeras plantas vasculares fueron las Psilopsidas, cuyos descendientes modernos, los *Psilotum* dan una buena idea de cómo debieron haber sido estas formas (Fig. 21-13). El *Psilotum* no tiene ni raíces ni hojas. Se adhiere al suelo por tallos subterráneos horizontales y lleva a cabo fotosíntesis en el tallo que queda por fuera. Las ramas dicotómicas (que solamente se dividen en dos partes iguales) del *Psilotum* son una indicación de su naturaleza primitiva.

Las Psilopsidas ancestrales fueron capaces de solucionar, con grados variables de éxito, los mayores problemas de la vida en la Tierra. Aunque estaban restringidas a regiones pantanosas, poseían un tallo tanto subterráneo como exterior, y por esto eran capaces de elevar parte de su cuerpo por encima de la superficie de la tierra. También mostraban el desarrollo evolutivo de floema y xilema verdaderos, aunque especialmente el floema tenía una forma bastante primitiva. La aparición de tejidos vasculares hizo posible la conducción del agua lo mismo que el soporte vertical. Sin embargo, la Psilopsida no tenía hojas verdaderas, y por esto tenía solamente pequeñas áreas superficiales para fotosíntesis. Los procesos reproductivos de estos organismos fueron muy similares a los de los helechos.

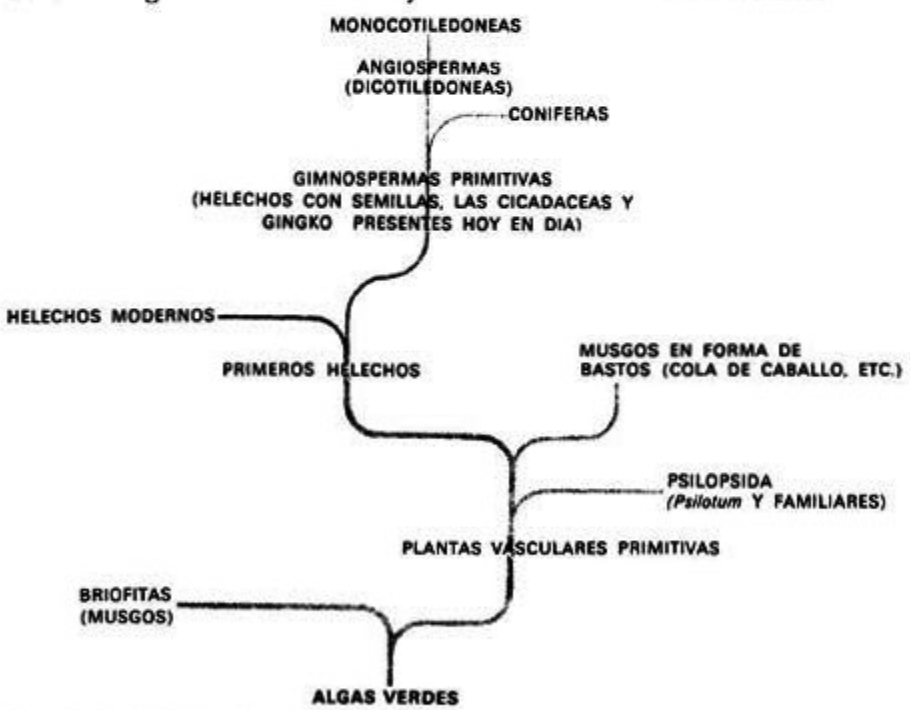


FIG. 21-12. Posibles relaciones evolutivas de las plantas terrestres.

Probablemente las formas de plantas vasculares que con más éxito se desarrollaron inmediatamente después de la Psilopsida fueron los helechos (Pteropsida). Aunque existen muchos helechos ampliamente extendidos hoy en el mundo, han venido disminuyendo desde su máximo desarrollo en los períodos Devoniano y Carbonífero.

Una planta adulta de helecho está formada por un tallo subterráneo, llamado rizoma, del cual se extienden hacia abajo varias pequeñas raíces para absorber agua y minerales. El crecimiento ascendente del rizoma forma hojas (las **frondas).** Estas hojas no solamente sirven para la fotosíntesis, sino que también tienen grupos de esporos por debajo de las hojas. Los esporos se producen en los **esporangios,** que revientan cuando están maduros y expelen los esporos a sitios que están muy distantes de la planta. Los helechos adultos poseen esporos y por esto constituyen el estado **esporofítico** en el ciclo de vida de la planta. La Fig. 21-14 muestra el ciclo de vida de un helecho típico. Este ciclo se describe a continuación.

La mayoría de los helechos producen un solo tipo de esporos. Si los esporos caen en tierra húmeda, germinan en pequeñas estructuras, verdes, en forma de basto, que se conocen como **gametofitos.** Los gametofitos son fotosintéticos y tienen pequeños rizoides. De este modo, viven en el piso del bosque, independientes de la planta esporofítica. Como el esporo, del cual se desarrollan, es haploide, todas las células del gametofito son también haploides.

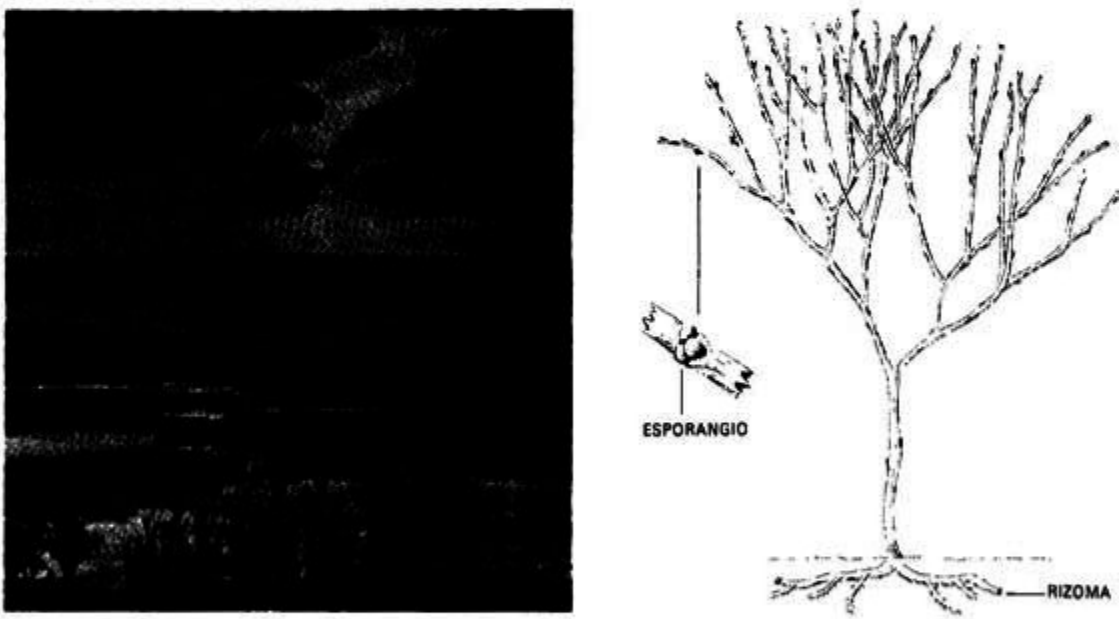


FIG. 21-13. A la izquierda, reconstrucción de un paisaje del período Devoniano, mostrando Psilópsides en la parte anterior. A la derecha, un dibujo de *Psilotum*, un representante moderno de los psilópsides. Nótese la falta de hojas en las ramas dicotomizadas. Ambas, son indicaciones de la naturaleza primitiva del organismo. (Paisaje cortesía de Brooklyn Botanic Garden.)

Cuando los gametofitos se maduran, generalmente producen tanto **arquegonias** (órganos productores de gametos femeninos) como **anteridios** (órganos productores de gametos masculinos). Los espermatozoides, producidos en el anteridio, llegan hasta los óvulos en la arquegonia nadando a través de una capa de agua en la superficie del gametofito. Con la fertilización se produce un cigote diploide. Este produce una planta esporofítica y el ciclo se repite de nuevo Es obvio que los

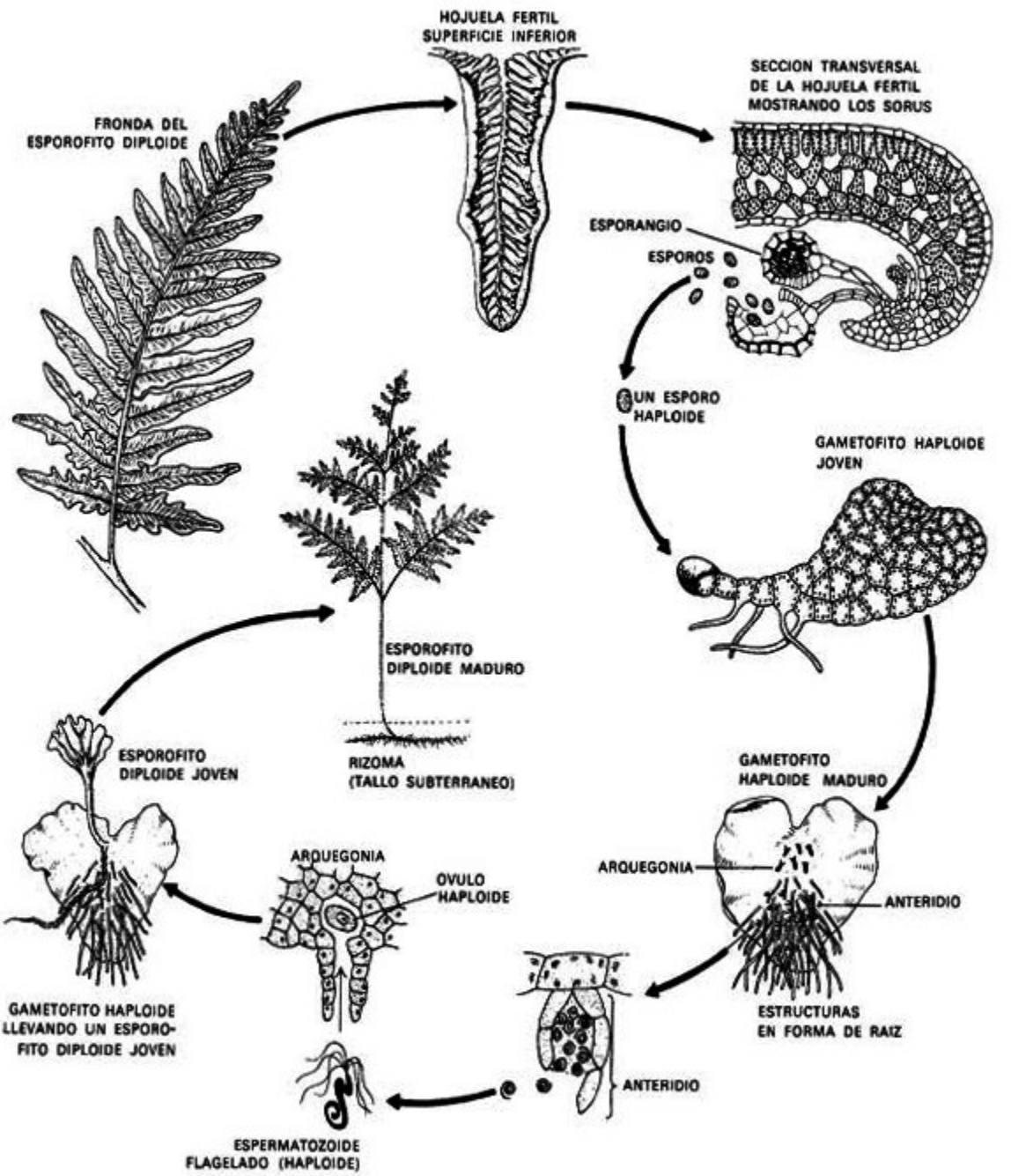


FIG. 21-14. El ciclo de vida de un helecho típico. La fase del esporofito es dominante en el ciclo de vida.

helechos no se pueden reproducir en habitats secos. Ellos retienen cierta dependencia de los medios líquidos externos para llevar a cabo su fertilización.

El ciclo de vida de una planta como el *Psilotum* o el helecho marca dos importantes desarrollos evolutivos. Primero: Muestra heterogamia —la diferenciación clara de dos tipos de gametos—. Aunque esto es obvio en algunas algas (como la *Vaucheria)*, no es una característica definida de todo el grupo. La heterogamia se convirtió en una característica dominante en la reproducción de plantas con la invasión hacia tierra adentro.

Segundo: El ciclo de vida de estas plantas muestra **alternancia de generaciones;** es decir, una generación sexual alterna con una generación asexual. En los helechos, por ejemplo, el esporofito se reproduce asexualmente por esporos. Por otra parte, el gametofito se reproduce sexualmente, dando origen a gametos machos y hembras, que se unen para formar un cigote. La alternancia de generaciones también implica alternancia de una fase haploide (el gametofito), con una fase diploide (el esporofito) en el ciclo de vida. Como se verá, la alternación de generaciones es característica de todas las plantas que se reproducen sexualmente. Sin embargo, es más obvia en las traqueofitas y en los musgos primitivos. La Fig. 21-15 muestra un ciclo de vida general con alternación de generaciones.

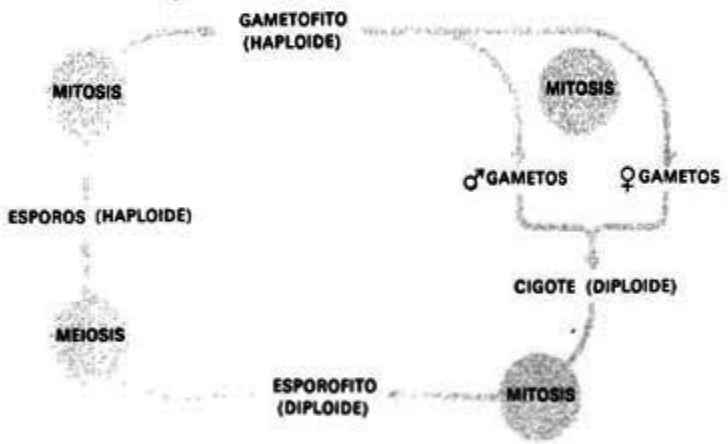


FIG. 21-15. Patrón del ciclo de vida, cuando hay alternación de generaciones. En estos casos, una generación diploide (esporofito) alterna con una generación haploide (gametofito). Este patrón es característico de todas las plantas que se reproducen sexualmente, aunque es más prominente en los musgos, psilópsides y helechos.

Estructuralmente, los helechos representan un avance evolutivo muy importante sobre la psilópsida. Por primera vez en la evolución de las plantas, los helechos muestran hojas verdaderas con venas ramificadas. Las hojas exponen una gran área superficial al sol, aumentando, por lo tanto, la cantidad de fotosíntesis que la planta puede realizar. El valor adaptativo de las hojas está indicado claramente por el hecho de que todas las plantas que se desarrollaron después de los helechos las han poseído.

21-5 LA SEGUNDA INVASION DE LA TIERRA: LAS BRIOFITAS

En el Capítulo 18 se aprendió que dos especies no pueden ocupar el mismo nicho ecológico al mismo tiempo. Una de ellas, inevitablemente ganará terreno sobre

la otra y la eliminará o le restringirá enormemente el nicho en el cual puede vivir la otra.

Aunque las briofitas tienen una estructura más simple que los helechos, los registros fósiles demuestran que aparecieron más tarde. El primer fósil briofita aparece en el período Devoniano superior hace unos 400 millones de años. Probablemente evolucionaron de las algas verdes —especialmente de las formas filamentosas (ver las Fig. 21-12)— y por lo tanto, representan una segunda colonización de la Tierra. Los registros fósiles indican que para el momento en que las primeras briofitas comenzaron a aparecer en la Tierra, prácticamente todos los mayores nichos ecológicos estaban ya ocupados por varias traqueofitas. De aquí que los musgos primitivos pudieron competir con éxito solamente en un nicho muy restringido. Nunca tuvieron la oportunidad de invadir varios nichos y, por consiguiente, tampoco sufrieron radiación adaptativa, ni el desarrollo evolutivo que la acompaña.

FIG. 21-16. Los musgos gametofíticos mostrando los esporofitos que crecen de la parte superior (el musgo es *Polytrichum commune*). El esporofito está formado de un tallo largo y una cápsula en la parte superior, en la cual se producen esporos haploides. (Foto cortesía de American Museum of Natural History.)

En los musgos, la generación gametofítica es la forma predominante en contraste con las traqueofitas primitivas. La alfombra verde de musgos que encontramos en el piso de los bosques son los gametofitos; están compuestos de estructuras en forma de hojas que crecen de un protonema horizontal. Las células de los musgos gametofíticos son haploides. En la parte superior del gametofito están los anteridios y arquegonias. Aquí se lleva a cabo la fertilización y el esporofito diploide crece directamente de la planta gametofítica con hojas (ver la Fig. 21-16).

El esporofito tiene una cápsula en la parte superior en la cual se producen los esporos haploides por meiosis. Cuando los esporos están maduros, la cápsula se rompe y los esporos caen. Cada esporo germina produciendo otro gametofito. La Fig. 21-17 muestra el ciclo de vida de un musgo típico.

Las briofitas no tienen tejido vascular; como consecuencia, no tienen ni los eficientes métodos de conducción de agua y materiales ni el tejido de apoyo (xilema) que les permitiría un crecimiento ascendente extensivo. Por esta razón los musgos tienen un tamaño restringido.

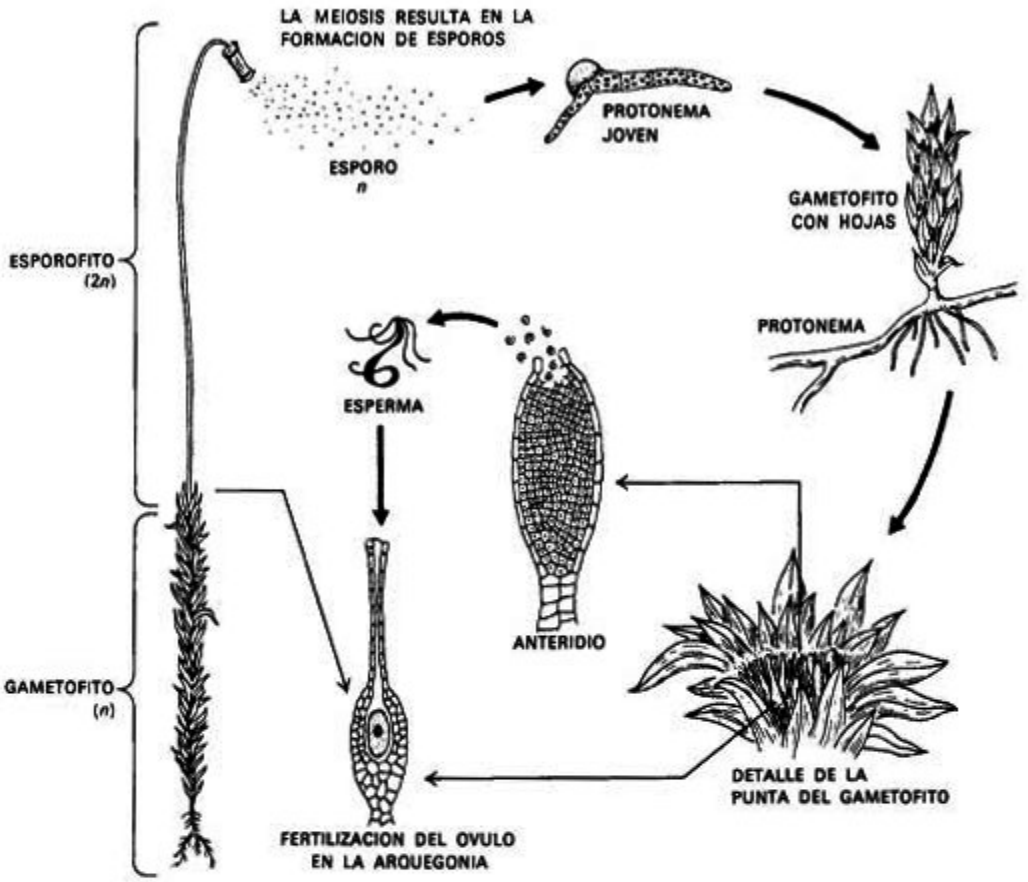


FIG. 21-17. Representación esquemática del ciclo de vida de un musgo típico; muestra la generación gametofítica dominante y la ubicación de la meiosis en el ciclo completo.

Están prácticamente dominados por la mayoría de las plantas vasculares en cuanto a la lucha por la obtención de energía solar. Los musgos, lo mismo que los helechos, dependen totalmente de un habitat húmedo para la sobrevivencia del gametofito y la efectividad de la fertilización.

21-6 EVOLUCION DE LAS PRIMERAS PLANTAS CON SEMILLAS: LAS GIMNOSPERMAS

Los primeros helechos dieron origen a dos grupos de plantas: los helechos modernos de hoy en día y las primeras **gimnospermas.** El término «gimnosperma» significa «semilla desnuda»; las gimnospermas son plantas que tienen semillas. Principiaron a aparecer en el período Devoniano (hace unos 380 millones de años) en la forma de **helechos con semilla.** Estos organismos están ahora extinguidos, pero los

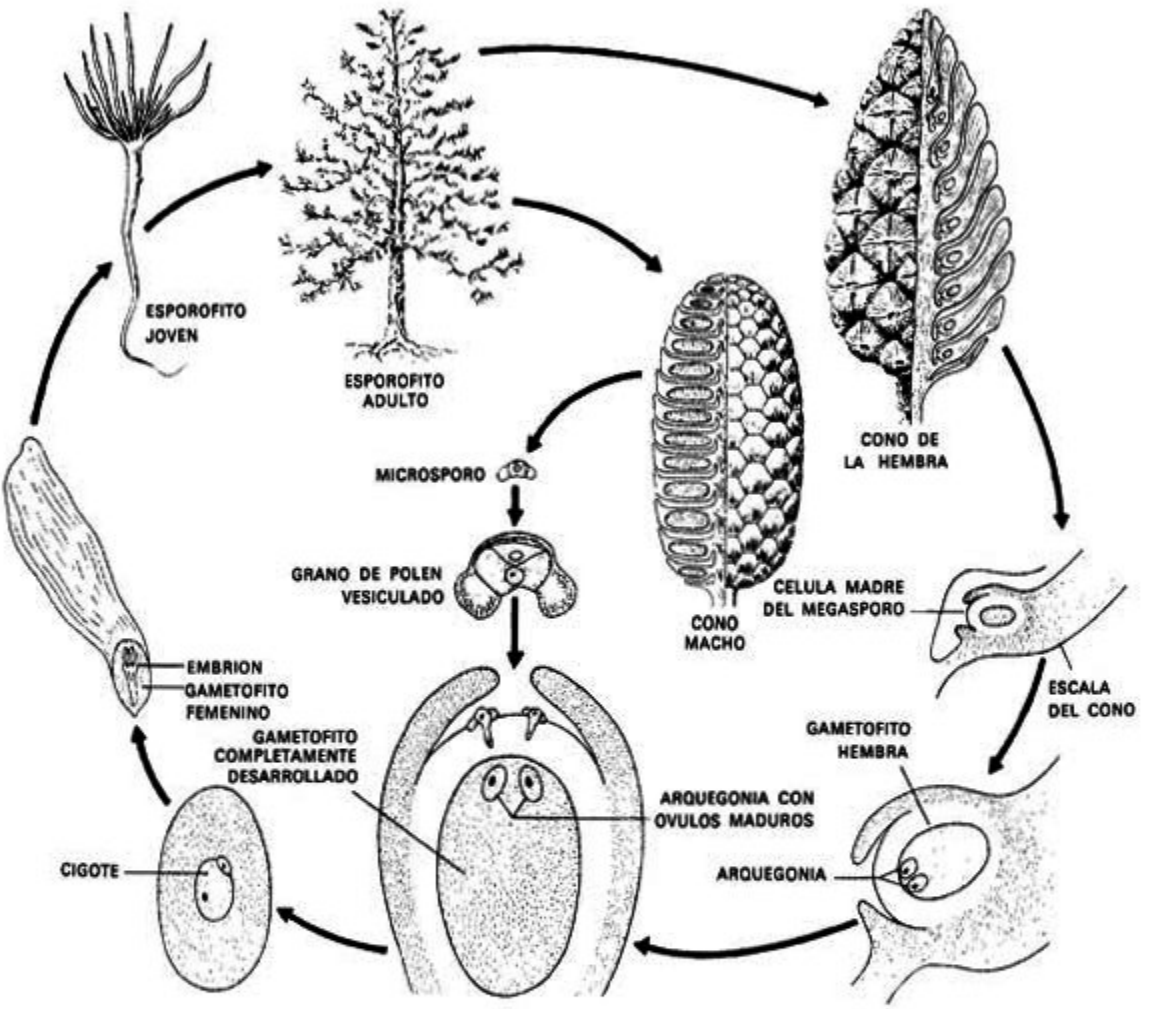


FIG. 21-18. Ciclo de vida de un árbol de pino (una conífera típica).

fósiles muestran que probablemente dieron origen a dos líneas importantes de desarrollo: las **coníferas** y las **angiospermas** (ver la Fig. 21-12).

Las coníferas son plantas leñosas que tienen grandes cantidades de xilema y también de floema. El tejido leñoso de las coníferas está formado solamente de tráqueas; los vasos de xilema, que se encuentran en las angiospermas representan un desarrollo evolutivo posterior. El aumento de la cantidad del xilema ha permitido un gran crecimiento en las coníferas, permitiéndoles, por lo tanto, competir exitosamente por la luz solar. El xilema aumentó no sólo la conducción posible, sino también la dureza de toda la planta. La generación esporofítica es dominante en las coníferas (el árbol de pino representa el esporofito); los gametofitos se reducen a un pequeño número de células que están dentro del esporofito mismo.

El ciclo de vida de una conífera se muestra en la Fig. 21-18. Los esporos produ-

cidos en un árbol de pino maduro están dentro de los conos. Todas las coníferas producen dos tipos de esporos, cada uno en un tipo diferente de cono. Los conos machos son relativamente pequeños (aproximadamente uno a dos cm. de longitud) y están localizados en las ramas más bajas del árbol. Los conos hembras son mucho más grandes (estos conos se utilizan frecuentemente para decoraciones de Navidad), y están localizados en las ramas superiores. Esta adaptación, que se ha producido por variación al azar, hace menos posible que el polen sea llevado de las ramas más bajas a las ramas más altas en el mismo árbol.

Los esporos producidos en los conos machos se desarrollan en granos de polen vesiculados. Estos granos son llevados por el viento a otros árboles, en donde caen entre las escamas de los conos hembras. En estos últimos se desarrolla un largo **tubo de polen.** El núcleo macho pasa a lo largo del tubo de polen y se descarga en el arquegonio. Se une con el núcleo del óvulo y comienza la formación de un embrión. Nótese que el núcleo macho no se mueve por sí mismo, sino que solamente cae por el tubo para llegar al óvulo.

Después de la fertilización, el cigote crece formando un embrión esporofítico joven. Alrededor del embrión se desarrolla un material nutritivo (gametofito femenino). que abastece a la semilla germinante con materiales nutritivos suficientes para llevarla hasta un estado en que pueda valerse por sí misma. El embrión, el endosperma y la capa de la semilla componen la semilla. Cuando la semilla se ha desarrollado completamente cae del cono hembra y es llevada por el viento. Si llega a tierra favorable y tiene las condiciones apropiadas, germina.

El patrón reproductivo de las gimnospermas presenta varios avances definitivos sobre los helechos. Primero: La fertilización es independiente de las condiciones de humedad externa. El núcleo del espermatozoide va hacia el óvulo a través de un medio interno que le provee el esporofito del padre. Segundo: El núcleo del espermatozoide llega hasta el óvulo a lo largo del tubo de polen. El tubo de polen no solamente guía el núcleo del espermatozoide hacia el óvulo, sino que también, al formar un pasaje a través del tejido del gametofito femenino, provee un medio mejor protegido para el período crucial que termina en la fertilización. En los helechos, el espermatozoide debe nadar en la superficie expuesta del gametofito para llegar a la arquegonia. Esto reduce bastante las oportunidades de una fertilización exitosa. Tercero: Puesto que el gametofito femenino permanece en el esporofito progenitor, el huevo fertilizado tiene una mayor protección en los primeros estados de desarrollo. La protección del gametofito femenino y del cigote en desarrollo, es una gran ventaja selectiva. A partir de las primeras gimnospermas, esta adaptación es una característica universal de todas las plantas superiores. Cuarto: El embrión está protegido por la formación de una semilla. Esto, desde luego, representa un gran avance evolutivo. La capa dura de la semilla no solamente protege el embrión contra los daños mecánicos, sino que también impide que se seque. De este modo, el embrión esporofítico puede sobrevivir hasta que encuentra un sitio favorable para su germinación. La semilla también permite el almacenamiento de alimento. Recuérdese que los esporofitos de los helechos jóvenes cuentan con muy poca reserva alimenticia. Deben ser autotrofos casi desde el principio. Al dar un pequeño «empujón» al esporofito que germina, como lo hacen todas las plantas con semillas, se aumenta mucho la capacidad de supervivencia de la descendencia.

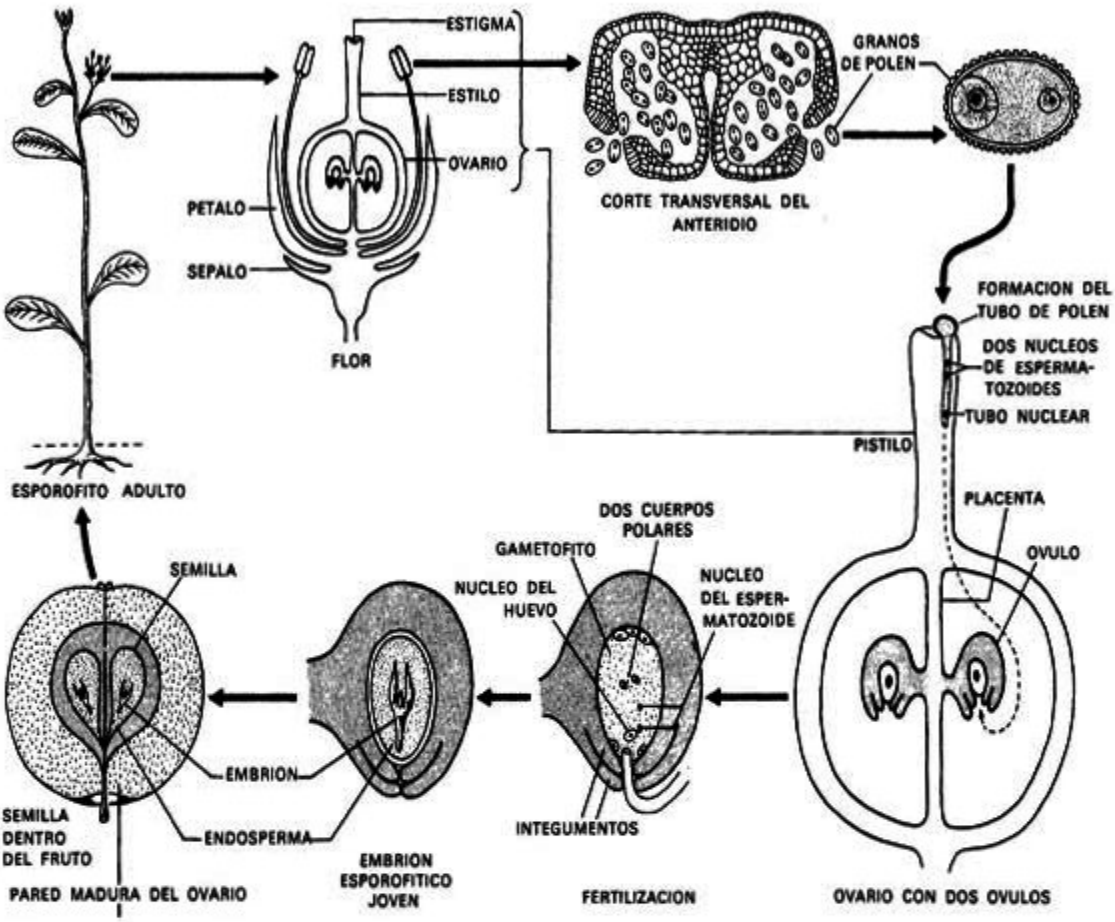


FIG. 21-19. Ciclo de vida general de una angiosperma.

21-7 LA EVOLUCION DE LAS ANGIOSPERMAS

El término «angiosperma» significa «semilla nacida en un recipiente», es decir, encerrada entre capas definidas de tejido. Esta es una diferencia entre angiospermas y gimnospermas. Una segunda diferencia es que todas las angiospermas producen flores de alguna clase. Aunque las primeras angiospermas aparecieron en el período Jurásico (hace unos 180 millones de años), no llegaron a ser formas vegetales dominantes hasta fines de la era Mesozoica y principios de la era Cenozoica (hace unos 65 millones de años). Durante este tiempo se llevó a cabo una gran radiación adaptativa. Los registros fósiles indican que las angiospermas desplazaron rápidamente a las gimnospermas como plantas terrestres dominantes.

Mediante variación y selección natural, las angiospermas han podido obtener una adaptación a las condiciones terrestres mucho mayor que cualquier otra forma vegetal. Sus raíces y tallos, con floema y xilema bien desarrollados, proveen anclaje,

soporte y conducción (ver el Capítulo 9). La eficiencia de conducción aumenta aún más con la aparición de tubos provenientes de un segundo tipo de células de xilema. La desecación se impide con la secreción de una cutícula serosa en los tallos y en las hojas. Las flores brindan un medio eficaz de dispersión del polen al atraer agentes polinizantes como las abejas. Las coníferas, que dependen solamente del viento, son mucho menos eficientes. Finalmente, las angiospermas producen semillas encerradas o incrustadas en un **fruto** carnoso. El fruto sirve sobre todo para ayudar en la dispersión de la semilla. Todos estos factores contribuyen para que las angiospermas tengan mucho éxito en la lucha por la existencia.

El proceso reproductivo de las angiospermas es algo más elaborado que el de las coníferas. La planta adulta representa la generación esporofítica; las flores contienen **pístilo** y **estambres,** que producen los esporos femeninos y masculinos, respectivamente (ver la Fig. 21-19). El esporo macho se produce en el **anteridio,** la parte superior del estambre. Los esporos machos se maduran para convertirse en granos de polen.

El pistilo está compuesto de tres partes: el **estigma** (arriba), el **estilo** (delgado, en la región del cuello) y el **ovario.** Dentro de los ovarios están los **óvulos,** que contienen el esporo femenino. A medida que se desarrollan las flores, los esporos femeninos se desarrollan en gametofitos femeninos, compuestos de solamente ocho células. Una de éstas es la célula del óvulo.

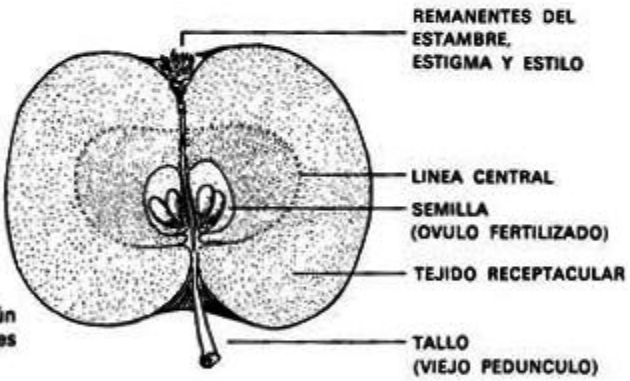


FIG. 21-20. Diagrama de un fruto carnoso común (manzana) mostrando cómo se modifican las partes principales de la flor para formar el fruto.

El polen es llevado por el viento, los insectos u otros medios hasta el pistilo, en donde es retenido por una secreción pegajosa. Se comienza a formar un tubo de polen que crece hacia abajo desde el estilo hasta el ovario. Un tubo nuclear, seguido por dos núcleos de espermatozoides dirige el camino. Al llegar al óvulo, el contenido del tubo de polen se descarga en el gametofito femenino. Un núcleo de un espermatozoide se une con el gameto femenino para producir el cigote, mientras que el otro se une con los dos núcleos polares para comenzar a formar el tejido del endosperma. Después de la fertilización, el gametofito femenino contribuye a la formación de la semilla. Ahora, la pared del ovario comienza a crecer, a medida que sus células aumentan en número, se llenan al mismo tiempo de azúcar y almidones. La semilla y la pared del ovario maduro forman el fruto. La parte comestible de una manzana es el tejido receptacular (ver la Fig. 21-20).

En contra de lo que se supone comúnmente, la parte carnosa de las manzanas no sirve como alimento para las semillas jóvenes. Pero la formación de un fruto tiene dos ventajas evolutivas sobre las semillas desnudas de las coníferas. La primera es que el fruto ofrece una atracción alimenticia para los animales. Esto beneficia la dispersión de las semillas en un medio geográfico bastante amplio. Segundo: El fruto ofrece protección a las semillas hasta que éstas se maduran. La carne de los frutos, como en la manzana o la pera, por ejemplo, no se madura hasta tanto la semilla no esté madura. El animal no come estas frutas hasta tanto la semilla no esté lo suficientemente madura para germinar. En ambas formas, las angiospermas aseguran un mayor número de descendencia viviente.

De este modo, las semillas de las angiospermas parecen representar las plantas terrestres más exitosas. Muestran adaptaciones que llevan a una eficiencia mayor en la retención del agua, dureza, conducción y exposición a la luz solar, lo mismo que magníficas adaptaciones para la distribución del polen y de las semillas.

FIG. 21-21. Polinización en *Salvia*. La amplia distribución de polen y la fertilización cruzada se aseguran por medio de: (a) maduración del estambre antes que el pistilo, (b) «empolvamiento» de las abejas con polen por un mecanismo disparador y (c) crecimiento subsecuente del pistilo de tal manera que roce la parte de atrás de las abejas que entran a la flor unos pocos días más tarde.

La intrincada adaptación de las flores a los insectos, y viceversa, han estimulado desde hace mucho la imaginación de los naturalistas. Una de estas adaptaciones la muestran las flores de *Salvia* (un miembro de la familia de la menta) y las abejas (ver la Fig. 21-21). Cuando se observan estas adaptaciones tan extraordinarias, se entiende fácilmente por qué es difícil para muchas personas rechazar la idea de una creación especial para explicar las adaptaciones de los animales y las plantas.

21-8 CONCLUSION

En este capítulo hemos discutido los que pudieron haber sido las mayores vías evolutivas para el desarrollo de las plantas. La evolución de las plantas constituye un estudio que ilustra algunos de los problemas que encontraron los organismos en el pasado, a medida que invadieron nuevos nichos ecológicos, o tuvieron más éxito en explotar los viejos.

Se pueden notar varias tendencias al revisar la expansión de la vida vegetal sobre

las superficie de la tierra. Una de las más obvias fue el desarrollo de adaptaciones que permitieron a las plantas vivir en la tierra. Esto incluyó el desarrollo de paredes celulares protectoras y otras estructuras de recubrimiento que impedían la pérdida de agua. La segunda incluyó la evolución de un eficiente sistema vascular Esto contribuyó a que las plantas obtuvieran un mayor tamaño. Al mismo tiempo, el desarrollo de estructuras de soporte permitió que las plantas crecieran hacia arriba desde la superficie del suelo, y pudieran entonces competir con más éxito por la luz solar. Podemos observar la aparición de todas estas características al comenzar el estudio de las algas simples, pasando luego a los helechos y después a las plantas que tienen semillas.

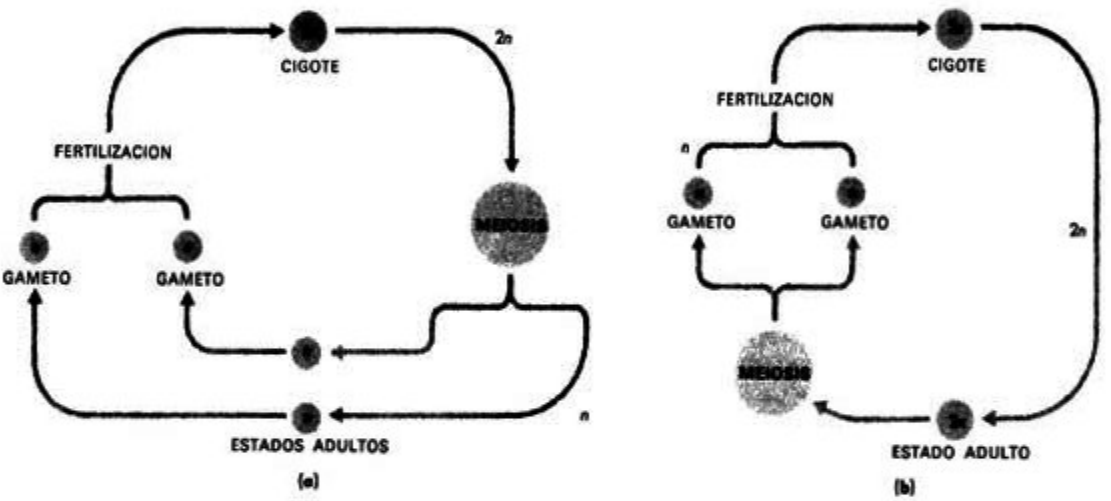


FIG. 21-22. (a) Un tipo primitivo de ciclo de vida, en donde la meiosis ocurría inmediatamente después de la fertilización. (b) El proceso más avanzado, en donde la meiosis toma lugar muy cerca al periodo de la producción de gametos. El ciclo de vida es típico de algunas algas bien especializadas, como la *Fucus* y *Codium*.

Tal vez la característica más significativa de la evolución de las plantas, es la tendencia hacia la reducción en el tamaño y duración de la fase haploide del ciclo vital. La Fig. 21-22 compara los ciclos de vida generales de una forma primitiva (representada por un alga) y una forma más avanzada (representada por una planta que tiene semillas). En el ciclo de vida primitiva, la meiosis ocurre poco después de la fertilización. Estos organismos pasan la mayor parte de su vida en la condición haploide. Como muestra la Fig. 21-22 (b), en el curso de la evolución vegetal ha habido un cambio gradual en el sitio en donde ocurre la meiosis. En el ciclo de vida de formas vegetales más avanzadas, la meiosis ocurre inmediatamente *antes* de la fertilización. Por lo tanto, la fase haploide del ciclo de vida está presente solamente durante un periodo de tiempo corto.

Es fácil darse cuenta por qué la evolución ha seguido cierta dirección hacia el establecimiento de la fase diploide como la parte mayor del ciclo de vida. Los organismos haploides no tienen estabilidad genética. Puesto que cada gene tiene un solo representante, los genes para características letales, que podrían, de otra ma-

nera, sobrevivir como alelos recesivos, no tienen oportunidad de aparearse con alelos dominantes capaces de encubrir sus efectos. Por esta razón, los organismos haploides son menos aptos para soportar los rigores del medio. La evolución de las plantas ha mostrado, pues, una reducción gradual tanto en la duración de esta fase del ciclo de vida como en su grado de independencia. En las formas superiores, por ejemplo, la fase haploide depende completamente de la fase diploide y está protegida por dicho organismo diploide.

La evolución vegetal muestra que el desarrollo de la vida se inició en el agua y se trasladó después a la tierra. Una vez en la tierra, hubo una gran radiación adaptativa y se originaron muchas formas nuevas.

Aunque hemos discutido muchas vías evolutivas específicas, los árboles genealógicos que se muestran en la Fig. 21-1 o 21-12, no son necesariamente ciertos. Al seguir las relaciones evolutivas se presentan muchas dificultades. Por ejemplo, los registros fósiles pueden estar incompletos o pueden ser engañosos. La falta de fósiles para una forma particular en un estrato dado no indica necesariamente que esta forma no existió en ese tiempo. La conclusión que obtienen los paleontólogos sobre las relaciones evolutivas entre los organismos, son constantemente revisados, a medida que aumenta la evidencia para verificar las predicciones.

EJERCICIOS

1. ¿Qué evidencia sugiere que los primeros autotrofos se pudieron haber parecido a las algas verdes azuladas o a las bacterias fotosintéticas verdes?
2. ¿Qué características de los flagelados verdes indican que podrían haber sido los antecesores de todas las plantas superiores? ¿Cómo se podrían haber originado las algas verdes de los flagelados? ¿Hay alguna evidencia que apoye esta idea?
3. Haga una lista de algunas de las características estructurales de las bacterias. ¿Cuáles de éstas son comunes con las de las algas verdes azuladas?

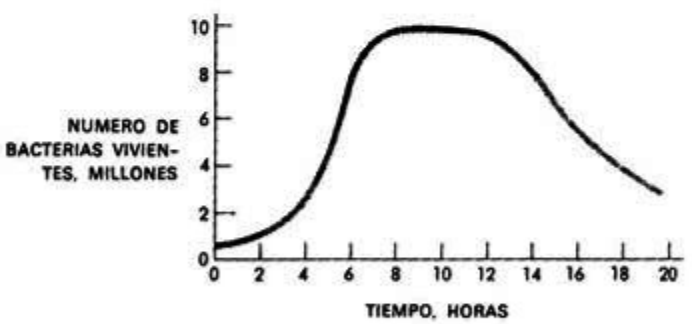


FIG. 21-23

4. De acuerdo con la curva de crecimiento que se muestra en la Fig. 21-23, conteste las siguientes preguntas:
   a) ¿Qué le habría pasado a la forma de la curva de crecimiento si la población de bacterias se hubiera incubado a 35° C en lugar de a 37° C.
   b) ¿Cuáles de las modificaciones sugeridas a continuación servirían para aumentar en muchos millones el número de bacterias en el pico de la curva de crecimiento?
   (Al contestar estas preguntas, considere que el pico de la curva puede ocurrir en cualquier tiempo). Explique por qué Ud. acepta o rechaza cada alternativa.

i) Incubación del recipiente a 39° C.
ii) Inoculación del recipiente con más organismos.
iii) Incubación del recipiente a 35° C.
iv) Provisión de mayor número de materiales nutritivos.

c) ¿Qué factores son responsables del descenso de la curva después de más o menos la duodécima hora?

5. ¿Qué son bacteriófagos? Explique cómo operan.
6. Se ha sugerido que la falta de alimento podría solucionarse parcialmente cultivando las algas. Explique por qué estos organismos pueden ser especialmente aptos para proveer grandes cantidades de alimentos.
7. En este capítulo se notó que la evolución de las plantas mostró una tendencia de la isogamia hacia la heterogamia. ¿Qué valor adaptativo podría tener la heterogamia sobre la isogamia?
8. Los organismos terrestres encontraron problemas que no encontraron sus parientes acuáticos. ¿Cuáles son estos problemas?
9. Compare el ciclo de vida de un alga como la *Chlamydomonas* con el de un helecho. ¿Qué desarrollo evolutivo está presente? Compare ambos ciclos con el ciclo de vida de una gimnosperma. ¿Qué tendencias se establecen desde las algas hasta las coníferas?
10. ¿Qué quiere decir el término alternancia de generaciones? ¿En qué plantas se encuentra?
11. ¿Qué ventaja representa para una planta el tener una generación diploide como porción dominante en su ciclo de vida?
12. ¿Qué evidencia sugiere que las briofitas evolucionaron en la tierra más tarde que las plantas vasculares? ¿Por qué las briofitas tuvieron relativamente poco éxito en su colonización? ¿Qué principio ecológico se ilustra con este ejemplo?
13. ¿Qué ventajas evolutivas se ofrecen a las angiospermas con la formación de(a) flores y(b)frutos?
14. Darwin fue una de las primeras personas en tratar de explicar la intrincada adaptación de algunos insectos y flores con el propósito de polinización. Explique cómo la selección natural podría haber dado origen a modificaciones tan bien adaptadas e ingeniosas, tanto por parte de las plantas como de los insectos (como en el caso de la *Salvia*).

LECTURAS SUGERIDAS

I. Sobre las bacterias

RAHN, O., *Microbes of Merit* (Lancaster, Pa.: Jacques Cattell Press, 1946). Una discusión de los diversos papeles que los microorganismos especialmente las bacterias, juegan en la economía de la naturaleza y en la vida del hombre.

SIMON, H.J., *Microbes and Men* (New York: Scholastic Book Services, Inc., 1963). Un libro excelente en la serie de «Vistas of Science» (5). Trata tanto sobre bacterias como sobre virus en una forma bien escrita e informativa. Tiene también un gran número de buenas ilustraciones.

SISTROM, W.R.S., *Microbial Life* (New York: Holt, Rinehart and Winston, 1962). Este libro es un excelente resumen de muchos de los trabajos modernos sobre bacterias; incluye varios capítulos sobre los virus bacterianos. Contiene una buena revisión del metabolismo bacteriano, y es menos detallado aunque también menos completo, que las dos referencias anteriores.

WOLLMAN, E.L. y F. JACOB, «Sexuality in Bacteria.» *Scientific American*, julio de 1956, p. 109. Este artículo muestra algunos experimentos que llevaron al concepto de conjugación bacteriana y lo que le sucede al material nuclear transmitido de una bacteria a otra.

ZINDER, NORMAL, «Transduction' in Bacteria.» *Scientific American*, noviembre de 1958, p. 38. Este artículo explica algunos de los experimentos que demostraron que los virus (bacteriófagos) pueden transportar material genético de una célula bacterial a otra.

II. Sobre algas

BONNER, JOHN TYLER, «Volvox, a Colony of Cells.» *Scientific American,* mayo de 1950, p. 52. Este es un artículo bien presentado que discute la historia natural del *Volvox,* lo mismo que algunas ideas sobre su evolución.

DELEVORYAS, THEODORE, *Plant Diversification* (New York: Holt, Rinehart and Winston, 1965). Un libro de la Serie de Biología Moderna. Cubre los principales tipos de plantas y sus adaptaciones evolutivas.

LAMB, I. MACKENZIE, «Lichens.» *Scientific American,* octubre de 1959, p. 144. Este artículo discute las relaciones alga-hongo que dan origen a los líquenes. Bien ilustrado.

MILNER, H.W., «Algae as Food.» *Scientific American,* octubre de 1953, p. 31. Este artículo discute cómo el cultivo de las algas puede solucionar el problema de la creciente necesidad de alimentos en el mundo.

STANIER, R.Y., M. DOUDOROFF y E.A. ADELBERG, *The Microbial World* (Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall, 1963) Este es un libro muy completo que trata todas las fases de la vida bacteriana y de su estructura. Muy recomendado para los que quieren profundizar en el estudio de estos organismos. Presupone algún conocimiento de Física y Química, pero es mínimo.

WEIER, T.E. y W.W. ROBBINS, *Botany* (New York: John Wiley & Sons, 1950). Una buena revisión de la anatomía y la evolución de las plantas. (Los Capítulos 13-22 cubren la evolución vegetal).

WENT, FRITZ, *The Plants* (New York: Time, Inc., 1963). Este es un libro de la serie de la revista *Life,* sobre la historia nautral. Bellamente ilustrado, cubre la variedad vegetal lo mismo que la anatomía y fisiología vegetales.

CAPITULO 22

LA EVOLUCION DE LOS ANIMALES

22-1 INTRODUCCION

Se han descrito más de un millón de especies de animales, y la lista crece cada día más. Todas estas especies se pueden agrupar en más o menos veinte *phyla* de animales que generalmente reconocen los taxónomos (ver apéndice 5).

No obstante, la clasificación en sí no logra mucho. Establece sí, desde luego, cierto orden en el caos. Pero el biólogo, cuando se trata de animales, quiere algo más que orden; él quiere explicaciones que le informen sobre el pasado, el presente y el futuro de una especie. Tal clase de explicación no la podía dar Linnaeus solamente. Su clasificación dio orden pero no significado. El aceptó el concepto de la inmutabilidad de las especies y, por lo tanto, los lugares donde él colocaba sus organismos tenían necesariamente límites que no tenían salida. Si el pasado y el futuro de una especie es fijo y no cambia, no puede ofrecer más que la información de interés en el presente. Con el advenimiento del darwinismo, la situación cambió radicalmente.

El concepto de especies estáticas de Linnaeus fue gradualmente reemplazado por el concepto dinámico presente, que establece que cualquier organismo dentro de una especie no es sino una etapa de una generación en el largo proceso evolutivo. Este capítulo, al discutir ciertos problemas planteados por los estudios del reino animal, tratará de presentar una interpretación sobre cómo los biólogos ven el reino animal y la multitud de especies dentro de él.

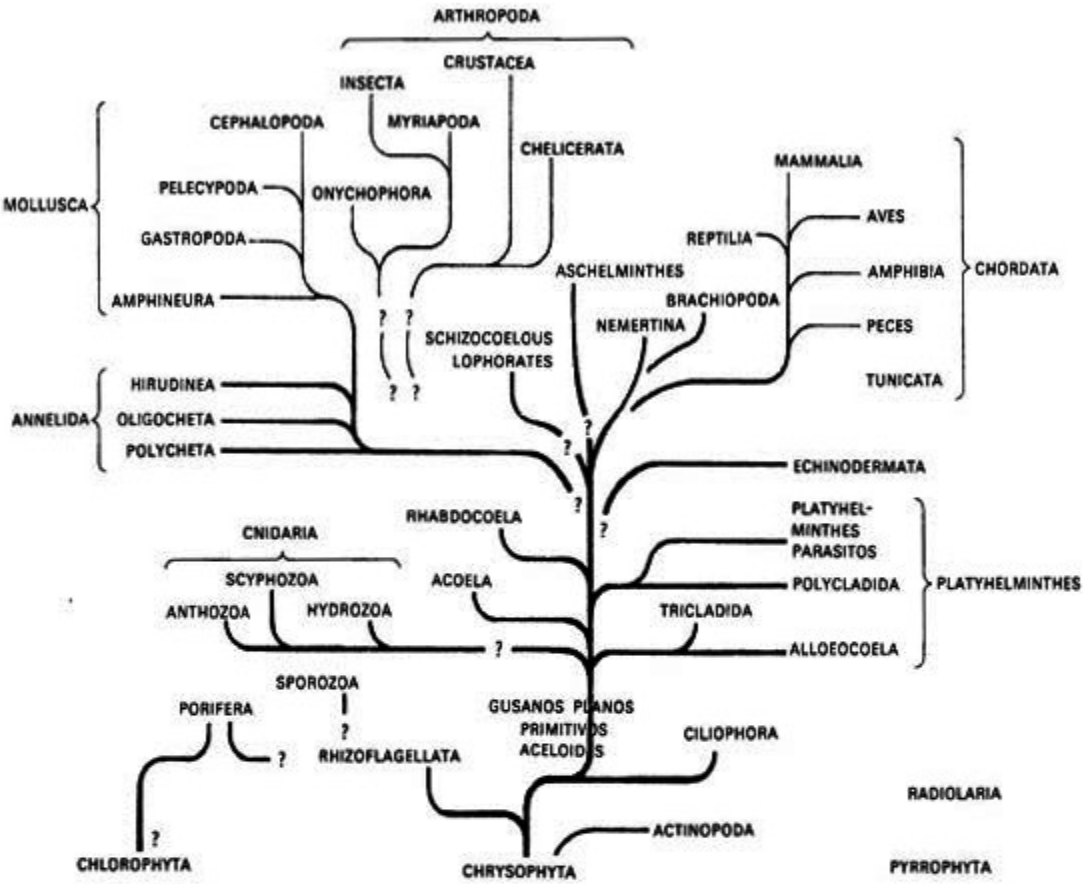


FIG. 22-1. Dos diagramas filogenéticos. Note las similitudes y las diferencias entre ellos (Ambos diagramas, de Earl Hanson, *Diversidad animal*. México: UTEHA. Diagrama de la derecha según Marcus, 1958.)

22-2 EL PAPEL DE LA EVOLUCION

Para el hombre común y corriente, la materia aparece en un orden desconcertante de diferentes tipos y estados, teniendo cada uno de ellos características ampliamente variables. Para el químico, es lo mismo. Sin embargo, el químico se confunde menos que el hombre común y corriente, porque posee una estructura básica de conocimientos para explicar la diversidad de la materia y aun para predecir su comportamiento bajo condiciones variables. Esta estructura básica le proporciona la teoría atómica y molecular de la materia.

El físico también se encuentra con una amplia variedad de comportamientos al tratar con el material en movimiento. La materia existe en masas diferentes, que imparten cantidades variables de energía. Las masas de materia pueden viajar a diferentes velocidades y obtener diversos grados de aceleración cuando actúan sobre ellas fuerzas externas. No obstante, se puede percibir de nuevo un patrón de comportamiento; la ley de Newton brinda un medio para la explicación adecuada de estos fenómenos, y permite hacer predicciones acertadas en relación con ellos.

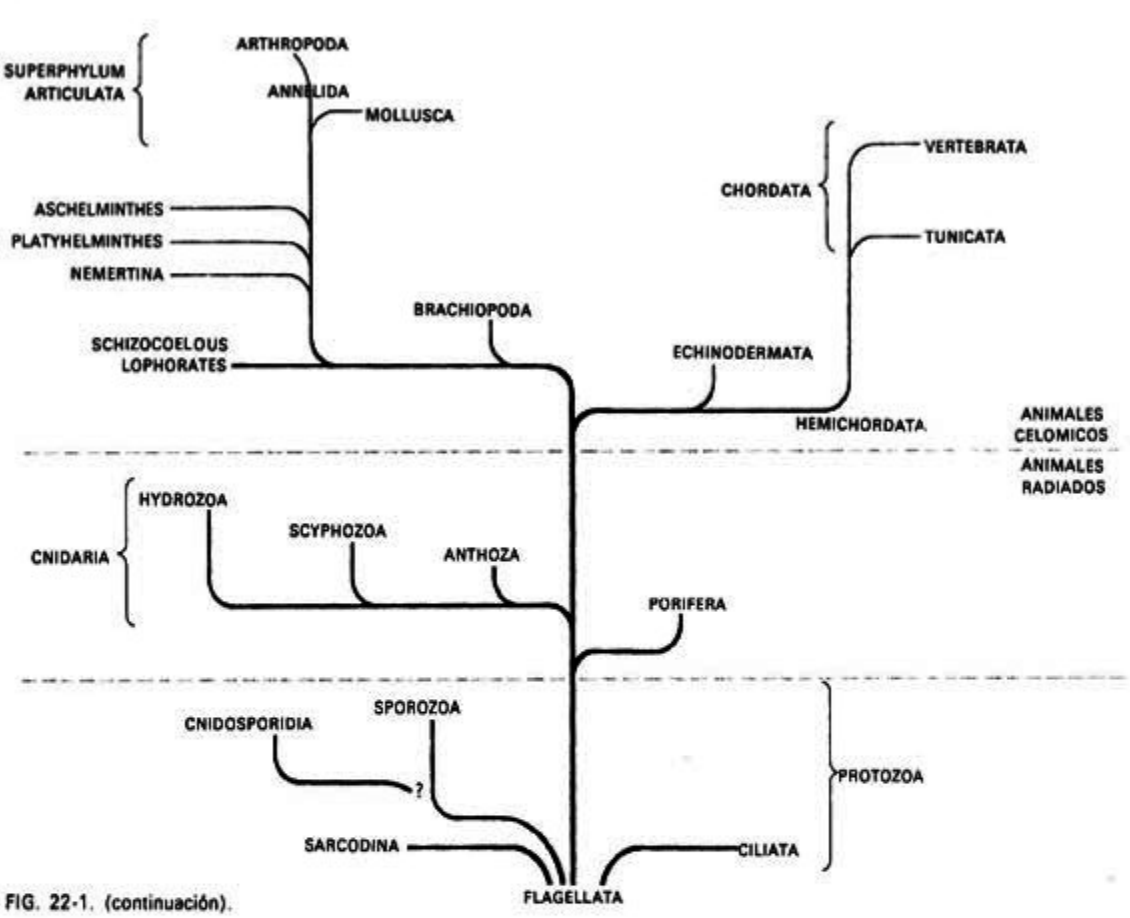


FIG. 22-1. (continuación).

La teoría de la Evolución en las Ciencias Biológicas se puede comparar con la Teoría Atómica o las Leyes de Newton en las ciencias físicas. En realidad, la evolución es el único concepto universal en Biología. La naturaleza celular de los organismos vivientes es una amplia generalización, pero tiene excepciones. El concepto de la función del DNA, o material genético primario excluye ciertos virus. Sin embargo, el proceso evolutivo, toca a todas las formas de vida y las afecta profundamente. Por consiguiente, la evolución brinda un fundamento lógico para que los biólogos estudien el reino animal.

Paradójicamente, aunque la evolución ayuda a contestar ciertas preguntas propuestas por la diversidad animal, también origina nuevas preguntas. Los biólogos han hecho muchos diagramas filogenéticos al tratar de establecer relaciones evolutivas entre los diferentes *phyla* de animales (Fig. 22-1); todas están basadas en principios evolutivos, y todas tienen más similitudes que diferencias. Pero a pesar de todo, hay diferencias. Sin embargo, el hecho de que hasta ahora ningún esquema filogenético se haya aceptado universalmente, no invalida la hipótesis

de la evolución. Por el contrario, el estudio del origen de los *phyla* se complica mucho debido a los continuos cambios que ha ejercido la evolución sobre las especies animales. De este modo, la evolución incita al biólogo a la formulación de esquemas filogenéticos hipotéticos, mientras que los torna, al mismo tiempo, extremadamente difíciles de realizar*.

22-3 EVOLUCION: UNA HIPOTESIS DE TRABAJO

La evolución por selección natural es una excelente hipótesis de trabajo para abordar los problemas de la diversidad animal. De acuerdo con estas bases, los biólogos pueden tomar cualquier especie animal existente como representativa de los cambios adaptativos preservados hasta ahora dentro de su especie por selección natural. Nótese que éste es un concepto dinámico de especie animal y no estático. Inherente al concepto, está la suposición de que cualquier especie dada continuará evolucionando por selección natural. Su forma en el futuro será probablemente diferente de su forma en el presente así como ésta lo es con respecto a la del pasado. Sin embargo, las diferencias pasadas, a diferencia de las futuras, a menudo pueden descubrirse estudiando los registros fósiles del grupo al cual perteneció la especie. Las investigaciones anatómicas y fisiológicas de la forma actual a menudo permiten hacer deducciones respecto al pasado. Así, por ejemplo, la presencia de huesos de miembros vestigiales en ciertas serpientes, es una buena indicación de que alguna vez tuvieron miembros.

Una vez que el concepto de evolución por selección natural se acepta como una hipótesis de trabajo con la cual se pueden abordar los problemas propuestos por la diversidad animal, se pueden hacer ciertas predicciones:

Hipótesis: *Si*... la evolución de cualquier especie se puede considerar como la suma total de los cambios adaptativos de la especie, preservados por selección natural, y como el mayor factor que lleva a la diversidad animal, ...

Predicción I: *entonces*... la presencia de muchos nichos ecológicos diferentes (ver la Sección 18-6) debe llevar a una radiación adaptativa de las formas animales para llenar estos nichos.

Nótese que ésta es ya una hipótesis satisfactoria porque toma en cuenta no sólo los fenómenos de diversidad animal (puesto que obviamente hay muchos nichos ecológicos), sino porque, en realidad, hace que la diversidad sea un fenómeno no sólo menos raro, sino un hecho que debe esperarse.

Predicción II: *(entonces)*... a medida que cambian los nichos ecológicos, la dirección de la evolución animal debe cambiar en una forma correspondiente.

---

* En relación con esto, es interesante notar que los que están en desacuerdo con el concepto de evolución, sostienen a menudo que los desacuerdos entre los biólogos sobre la relación entre los grupos animales, debilitan su evolución. Irónicamente, estos desacuerdos debilitan la idea de creación especial, porque si las especies fueran fijas e inmutables desde su creación, el catalogarlas sería algo muy simple.

Esta predicción está completamente confirmada. Los geólogos han brindado evidencia con observaciones que la apoyan. A menudo, en la historia de la Tierra se pueden seguir cambios en clima, desde el frío hasta el tropical, o cambios en las habitaciones presentes, desde el marino hasta el terrestre, o desde el montañoso hasta el de las planicies. Estos cambios generalmente se acompañan con cambios predecibles en la dirección de la evolución animal, para llenar estos nichos recién aparecidos.

Predicción III: *(entonces)*... ciertas formas animales se extinguirán porque son incapaces de adaptarse a los nuevos nichos ecológicos o competir por estos nichos con formas mejor adaptadas.

También esta predicción tiene apoyo experimental. Lógicamente, la extinción final parece ser la suerte de todos los organismos. Algunas familias se han extinguido simplemente al evolucionar en nuevas familias. Sin embargo, la mayoría desaparecen sin dejar descendientes. Al seguir estas extinciones, a menudo es posible relacionar cada una de ellas, ya sea con la pérdida correspondiente del nicho ecológico al cual estaba adaptado el organismo extinto, o con la aparición de una forma mejor adaptada con la cual no podía competir exitosamente.

La correlación entre la extinción de especies animales y los cambios en la historia geológica de la Tierra es uno de los misterios científicos más fascinantes de hoy en día. Los registros fósiles ponen de relieve que la existencia de períodos en los cuales hubo extinciones masivas de grupos animales (Fig. 22-2). Casi dos tercios de las familias existentes de trilobitas (pequeños animales en forma de crustáceos que dominaron la vida en la Tierra durante millones de años) desaparecieron al final del período Cambriano. A fines del período Permiano, se extinguieron prácticamente *la mitad* de las especies animales conocidas. Este es uno de los tres períodos que preceden a la «Edad de los Reptiles», cuando los dinosaurios prosperaron en la Tierra. Sin embargo, los finales del Permiano se distinguieron por una extinción en masa de más del 80 por % de familias de anfibios y reptiles.

Una extinción masiva similar, de los reptiles, también ocurrió al final del Triásico, el primero de los tres períodos de la Edad de los Reptiles. Se ha querido formular una hipótesis que sugiera que la competencia con los dinosaurios, mejor dotados, fue un factor importante en la desaparición de estos animales en la Tierra primitiva. No obstante, esta hipótesis se debilita cuando se nota que muchas otras formas, las cuales podían ser muy poco afectadas por los dinosaurios, también sufrieron extinción masiva. Por ejemplo, 24 de las 25 especies de ammonitas, animales marinos con concha, se extinguieron en este tiempo. Es evidente que algunas fuerzas más importantes que la sola competencia entre especies debió haber jugado un papel en estos eventos.

Tal vez, la extinción en masa que mejor se conoce es la desaparición de los dinosaurios al final del período Cretáceo. Cuando se lee acerca de los dinosaurios se tiende a pensar sólo en los grandes dinosaurios. Ciertamente, la reconstrucción de criaturas tales como el tiranosaurio carnívoro o el brontosaurio de treinta toneladas dejan una impresión perdurable. Pero los dinosaurios grandes no fueron, en realidad, los más numerosos; hubo otras especies más pequeñas y menos impresionantes. Sin embargo, todos los dinosaurios, grandes y pequeños, se extinguieron en un período de tiempo relativamente corto.

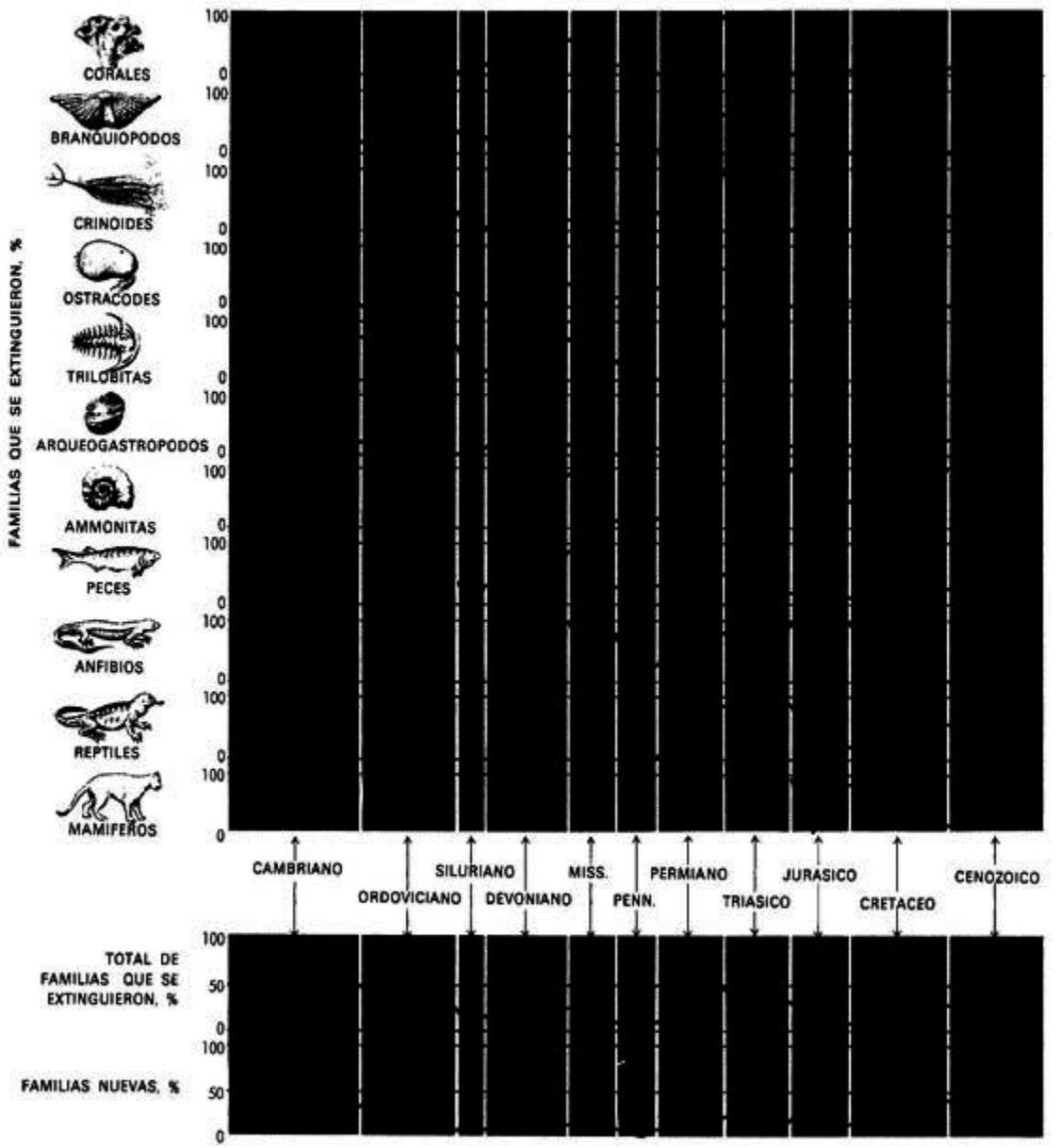


FIG. 22-2. La extinción animal, como lo revelan los registros fósiles, hace evidente que la historia de cada grupo animal ha sufrido repetidas crisis. Nótese que los tiempos en que la extinción masiva ocurrió fue durante el final de los períodos Ordoviciano, Devoniano y Permiano. Una comparación de las dos gráficas de la parte inferior indica que los períodos de extinción eran generalmente seguidos por períodos de una actividad evolutiva, como predeciría la hipótesis de evolución por selección natural. (Adaptado de *Scientific American*, febrero de 1963.)

Se han hecho muchas hipótesis para explicar las extinciones masivas de especies animales. Una de estas hipótesis sugiere que la responsabilidad la tuvieron unas explosiones de radiaciones de alta energía de una supernova cercana. Sin embargo, puesto que el agua es una buena protección contra la radiación, esta hipótesis predeciría que los animales terrestres sufrirían más los efectos que los animales marinos. Sin embargo, sabemos que en ciertos períodos, la mayor parte de la extinción masiva ocurrió en el mar. Una hipótesis mucho más antigua sugiere catástrofes en todo el mundo (es decir, inundaciones, explosiones volcánicas, etc), para explicar las extinciones en masa. Los registros geológicos no dan evidencia de que hayan ocurrido tales cataclismos. Además, antiguas hipótesis proponen la terminación de «impulsos biológicos». Esta hipótesis considera que un grupo que evoluciona es algo así como un juguete de cuerda, que al fin se para. No obstante, no existe evidencia alguna de una fuerza así en la evolución. No hay tampoco sugerencias de que la extinción sea un resultado del fracaso de la evolución.

Los registros geológicos muestran muy claramente que en varias épocas de la historia de la Tierra, hubo grandes variaciones én la superficie del Globo que llevaron a períodos de aparición de grandes montañas. Estos períodos fueron seguidos por la erosión gradual de las nuevas montañas formadas. Las Montañas Rocosas del oeste de los Estados Unidos se formaron durante uno de estos períodos; los Apalaches, en el este del país, se formaron durante otro período muy anterior. Sin embargo, cualquier intento de establecer una relación entre causa y efecto entre este período de aparición de montañas y los períodos de extinción masiva de los grupos de animales, presenta contradicciones. En general, los dos no coinciden. Y en realidad, los períodos en los que ocurrieron las mayores extinciones en masa fueron tiempos geológicamente tranquilos.

La hipótesis más popular que se ha propuesto para explica la extinción masiva se basa en el clima. Para ser breves, esta hipótesis propone que los cambios repentinos en el clima de la Tierra llevaron a una extinción masiva porque los organismos presentes no fueron capaces de adaptarse con la suficiente rapidez a los cambios del ambiente. Esta hipótesis se hace tentadora al pensar en el hecho de que los dinosaurios eran de sangre fría (y por lo tanto, menos capaces de adaptarse a climas fríos). Sin embargo, las plantas fósiles, que han sido siempre buenos indicadores de los cambios climáticos pasados, no muestran que estos cambios hayan ocurrido en el tiempo que los predice esta hipótesis. Es cierto que en algunas áreas existe evidencia geológica de que cambios climáticos en habitaciones limitadas han llevado a una extinción y/o a migraciones de animales hacia regiones más favorables. Sin embargo, por sí misma, la hipótesis climática no explica la naturaleza amplia de la extinción masiva sobre la cual se ha concentrado la atención aquí.

Una hipótesis interesante y relativamente reciente liga el período de crisis en la historia de la vida animal con cambios en los campos magnéticos terrestres. Toda la Tierra actúa como si fuera una barra magnética rodeada por un campo magnético. Si se deja enfriar lentamente, en este campo una masa líquida y caliente de partículas cargadas (iones), los iones se alinean de acuerdo con la dirección del campo. Una vez que la masa líquida se ha solidificado, los iones se «congelan» en una posición. Si el campo magnético cambia su dirección, los iones no pueden ajustarse a él. Al estudiar el alineamiento de iones congelados en rocas que una vez

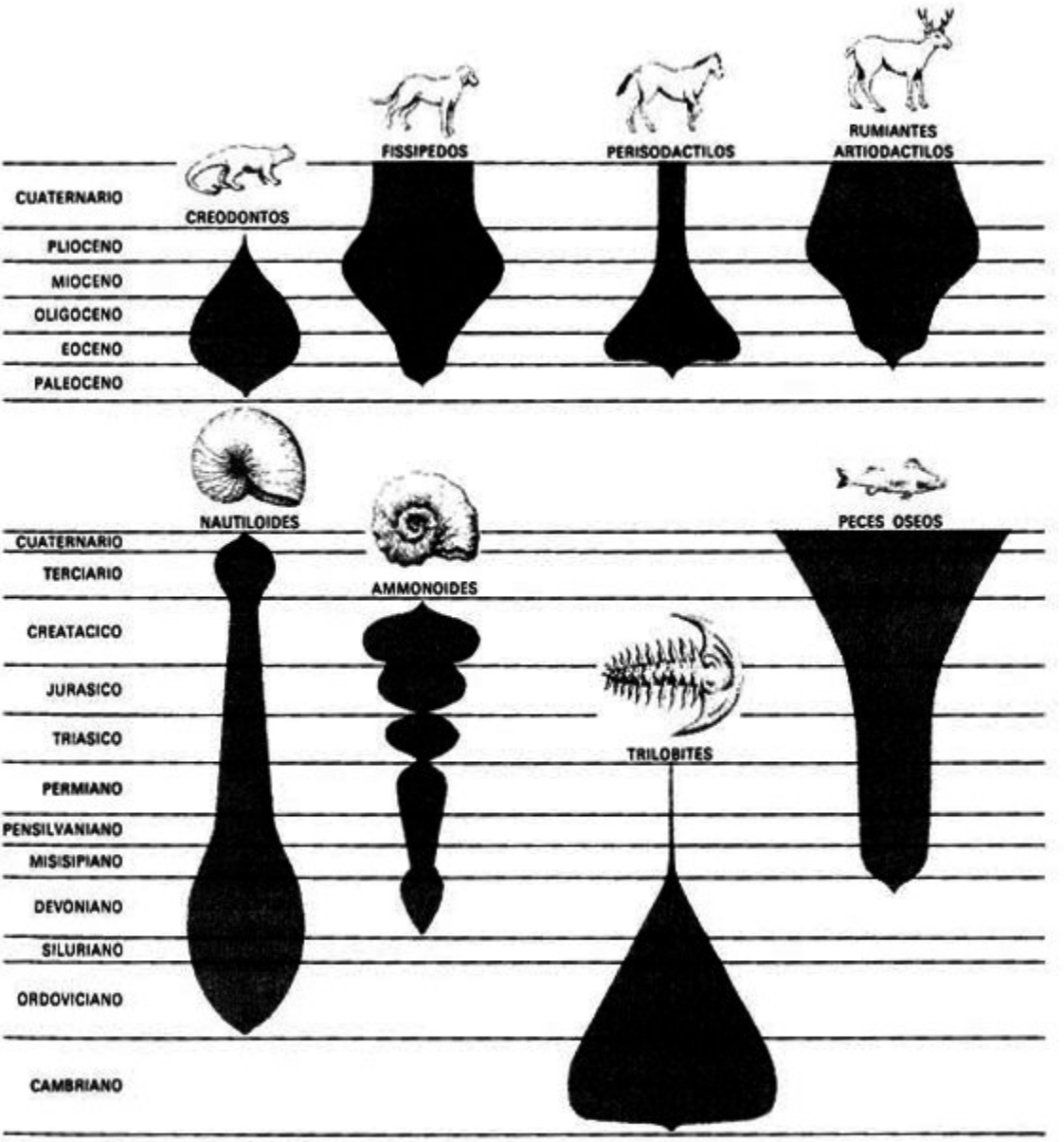


FIG. 22-3. La anchura de las figuras en la gráfica superior indica el número de familias en algunos grandes grupos de animales; cuanto más amplia es la figura, mayor es el número de familias representativas. Nótese que una disminución en el número de familias en un grupo (dejando un nicho ecológico abierto para la ocupación) es seguido a menudo por la expansión de un grupo que le hace competencia. Este reemplazo ecológico lo pronosticaría una hipótesis que propusiera la evolución por selección natural, como una explicación para la diversidad animal. (Adaptado de *Scientific American*, febrero de 1963.)

fueron lava líquida,(y haciendo los ajustes apropiados, si los campos de lava muestran evidencia de haber cambiado después de dirección. Se puede determinar la dirección del campo magnético de la Tierra en el tiempo en que la lava se enfrió. Puesto que ha habido muchos períodos de erupción volcánica durante la existencia de la Tierra, los cambios en su campo magnético se han registrado bien.

El campo magnético de la Tierra sirve para desviar la radiación del espacio exterior. Sin embargo, durante los períodos de inversión del campo, se eliminaría muy efectivamente esta protección. Una alta incidencia repentina de radiación produciría una alta incidencia de mutación genética, que podría resultar tanto en la eliminación de ciertas formas como en la aparición de otras. Desde luego, esta hipótesis tiene la misma dificultad que la que propone radiaciones de una supernova. No obstante, tiene un cierto atractivo, porque parece existir una gran correlación entre los tiempos de reversión del campo magnético y los períodos de extinción masiva.

Sin embargo, todavía quedan otras hipótesis. Por ejemplo, la evidencia geológica indica que durante la historia de la Tierra ha habido fluctuaciones del nivel del mar. Una elevación o un descenso de sólo pocos pies es generalmente suficiente para drenar o invadir vastas áreas de la Tierra. Hablando biológicamente, se podría esperar que estos cambios tuvieran un profundo efecto ecológico en las comunidades animales, tanto en la Tierra como en el mar. Hablando geológicamente, hay evidencia considerable de que esto sucedió. El hecho de que la diversificación evolutiva fue mayor durante los tiempos de un máximo flujo tiene particular interés. Esto sería predecible por la hipótesis, pues el número de habitats acuáticos posibles sería mayor. En una forma semejante, durante los descensos del mar, la extinción sería mayor. Esto también sería pronosticable pues durante el tiempo en que el número de habitaciones presentes se redujera, la presión de selección sería más intensa.

Recuérdese el principio ecológico: que ningún organismo es más fuerte que el eslabón más débil de su cadena alimenticia. Sin embargo, la prosperidad de cualquier comunidad, cualquiera que sea su naturaleza, depende de un número relativamente pequeño de especies claves localizadas en la base de la pirámide de la comunidad. La extinción de estas formas no puede evitar la afectación adversa de otras formas superiores de la pirámide. Por consiguiente, los factores que llevan a la extinción de criaturas tales como los dinosaurios no necesitan actuar directamente sobre ellos. Los cambios que disminuyen el habitat de la costa podría tener ramificaciones que llevaran a la extinción masiva de formas nativas tanto de la tierra como del mar.

Volvamos ahora a la hipótesis original, en la cual definimos la evolución como la suma total de los cambios adaptativos preservados por la selección natural y propuesta como el mayor factor que lleva a la diversidad animal. En base de esta hipótesis haremos otra gran predicción.

Predicción IV: *(entonces)*... la extinción de grandes grupos de animales, seguida por el establecimiento geológico de condiciones ambientales favorables, debe resultar en la emergencia evolutiva de otras formas animales para llenar los nichos ecológicos vacantes que dejó la extinción de formas anteriores.

Esta predicción también recibe apoyo (Fig. 22-3). Al mismo tiempo que los desaparecidos dinosaurios, existían, por ejemplo, pequeños mamíferos semejantes a roedores. Evidentemente, ellos fueron capaces de adaptarse a las condiciones que produjo la extinción de los dinosaurios. Los registros fósiles muestran que al desaparecer los mayores competidores de los posibles nichos ecológicos, estos mamíferos sufrieron una radiación adaptativa de extensas proporciones que, finalmente, produciría el desarrollo del hombre.

22-4 EL PROBLEMA DE LAS RELACIONES FILOGENETICAS

Cuando aceptamos la evolución por selección natural como una hipótesis para explicar el problema de la diversidad animal, el problema, necesariamente, se vuelve filogenético. Naturalmente, es cierto que los biólogos podrían estudiar bien un organismo teniendo en cuenta razones diferentes de las filogenéticas. El cangrejo de las Malucas, por ejemplo, es útil en investigaciones del músculo cardiaco debido a las relaciones peculiares que existen entre el nervio y las fibras musculares del corazón (ver la Sección 10-9). Sin embargo, la investigación básica centrada en el organismo mismo, se dirige finalmente hacia el problema de la filogenia; ¿cuál es la historia evolutiva de la especie? ¿a qué forma está más íntimamente relacionada?, y así sucesivamente.

FIG. 22-4. La presencia de escamas en los miembros posteriores, lo mismo que muchas características de su desarrollo embrionario, apoyan la hipótesis que propone que las aves evolucionaron de los reptiles. (Foto cortesía del Dr. Daniel B. Drachman, The National Institute of Health.)

Como un ejemplo, consideremos los orígenes evolutivos de las aves y de los mamíferos. Ambas clases de vertebrados fueron precedidas por clases que incluían peces, anfibios y reptiles. Puesto que los reptiles representan la clase más reciente y más altamente evolucionada de las tres, es razonable tomarlos primero para ver si fueron los antecesores tanto de las aves como de los mamíferos. Tómense primero las aves y propóngase una hipótesis que diga que las aves se originaron de los reptiles:

Hipótesis: *Si*... las aves se desarrollan de los reptiles, ...

Predicción: *entonces*... se podría esperar que los registros fósiles mostraran formas con características anatómicas combinadas de ambas clases de vertebrados.

Como se muestra en la Fig. 19-1, se ha encontrado una forma fósil de este tipo. Más aún, las aves contemporáneas retienen características de reptiles, sus miembros posteriores están cubiertos con escamas, y los estudios embriológicos indican que las plumas son escamas modificadas (Fig. 22-4). A menudo las aves jóvenes, como los reptiles, son de sangre fría y se convierten progresivamente en animales de sangre caliente a medida que se hacen adultos. Finalmente, sus habitats de poner huevos y su desarrollo embrionario son de naturaleza bastante reptiliana, un hecho que está de acuerdo con la interpretación moderna de la ley biogenética (ver la Sección 16-4).

A primera vista, parece obvio tratar de establecer alguna relación entre mamíferos y reptiles. Las diferencias entre ellos son considerables. Como las aves, los mamíferos son de sangre caliente; los reptiles, desde luego, no lo son. Los mamíferos generalmente retienen sus embriones dentro de su cuerpo; para su desarrollo, los embriones obtienen materiales nutritivos de sus madres; los reptiles ponen huevos, y los jóvenes se nutren de la yema. Los mamíferos cuidan de sus hijos y los amamantan; los reptiles generalmente abandonan los huevos después de que los ponen y tal vez nunca ven a sus hijos.

Anatómicamente, las diferencias entre los mamíferos y los reptiles también son grandes. Entre estas diferencias están: el gran tamaño del cráneo de los mamíferos comparado con el de los reptiles tan pequeño; el hueso único del maxilar de los mamíferos en contraste con los huesos múltiples del maxilar de los reptiles; los tres huesos del oído medio de los mamíferos, con un solo hueso en los reptiles; en los mamíferos, la diferenciación de los dientes en: incisivos, caninos, premolares y molares, opuesto a la uniformidad de los dientes de los reptiles; la diferenciación de vértebras en los mamíferos, opuesta a la falta de diferenciación de vértebras en los reptiles, y la uniformidad en la organización de los huesos en los dedos de los miembros superiores e inferiores de los mamíferos, opuesto a las variaciones que ocurren en estos huesos entre las diferentes especies de reptiles. Se pueden citar muchos más ejemplos de diferencias anatómicas.

Todos estos hechos fisiológicos y anatómicos parecerían, a primera vista, contradecir cualquier hipótesis que indicara que los mamíferos evolucionaron de los reptiles. Pero las diferencias de la lista anterior están basadas en estudios anatómicos de *formas actuales* de mamíferos y reptiles. La aceptación de la evolución por selección natural nos libera del presente y nos permite predecir la existencia de formas primitivas que podrían combinar tanto características de mamíferos como de reptiles. La predicción tiene apoyo; se han encontrado literalmente centenares de formas fosilizadas de reptiles semejantes a los mamíferos (Fig. 22-5). Más aún: las rocas en las cuales se han encontrado estos fósiles los colocan precisamente en el sitio de la historia geológica predicho por esta hipótesis. Desde luego ningún tipo de reptil exhibe todas las características de mamíferos. Sin embargo, el grupo muestra una clara e inequívoca tendencia en la dirección de los mamíferos.

La hipótesis que proponga a los reptiles como el origen evolutivo de los mamíferos, podría predecir que los reptiles parecidos a mamíferos exhibirían una fisiología que tuviera características tanto de mamíferos como de reptiles. Por ejemplo, podrían presentar una tendencia hacia la sangre caliente. Desafortunadamente, la presencia de sangre fría o caliente no se puede descubrir en los fósiles, y por esto la pregunta debe dejarse casi totalmente sin respuesta.

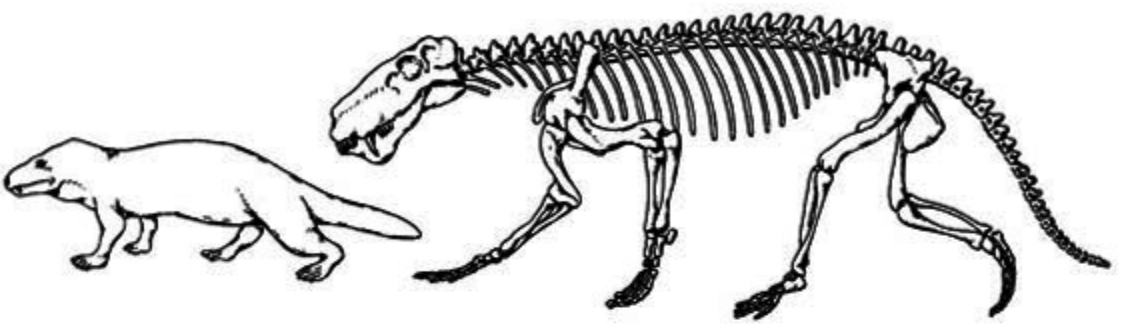


FIG. 22-5. Los terápsidos representan un grupo de reptiles en forma de mamíferos. En la figura se muestra el esqueleto de una de estas formas *(lycaenops)*. El dibujo pequeño es una reconstrucción basada en lo que queda de una forma de terápsido. Nótese el par de dientes largos en ambas formas. (Adaptada de *Scientific American*, marzo de 1949.)

No totalmente, sin embargo. Dadas ciertas condiciones que podrían evitar que una forma de vida primitiva tuviera que competir con otras formas más altamente evolucionadas, es concebible que pudieran existir ciertos mamíferos que tuvieran algunas características de reptiles. Estas condiciones se crearon por el aislamiento del continente de Australia de la masa de tierra principal que comprendía los continentes más grandes. En Australia se puede encontrar el ornitorrinco (Fig. 22-6), que es famoso por el hecho de que pone huevos (como un reptil) pero amanta a sus hijos (como un mamífero). Más aún, cuando el platypus se somete a temperaturas que varían, su temperatura también varía, no tanto como la de un reptil, pero sí

FIG. 22-6. El platypus, *Ornithorhyncus anatinus*. Este animal pone huevos como un reptil, pero amamanta a sus hijos cuando nacen. También en sus características fisiológicas, el platycus combina características de reptiles y de mamíferos. (Foto cortesía de American Museum of Natural History.)

mucho más que la de los mamíferos, como el gato. Algunas otras formas australianas, como el oso hormiguero, exhiben el mismo fenómeno fisiológico.

No se debe pensar que el ornitorrinco moderno necesariamente representa una forma con un futuro evolutivo que lo llevará a un estado de verdadero mamífero. En realidad, este animal es casi con certeza una forma sin futuro. Esto se debe parcialmente al hecho de que es altamente especializado. Los registros de fósiles son bastante claros en cuanto a la desventaja que representa tal especialización; generalmente significa extinción final. La forma no especializada, por otra parte, «no está comprometida» y, por lo tanto, tiene libertad para adaptarse a los cambios del ambiente. El hecho de que las formas no especializadas gozan de ciertas ventajas sobre las formas especializadas está de acuerdo con la hipótesis de evolución por selección natural. Desde luego, estas ventajas son una consecuencia lógica de los eventos pronosticados por la hipótesis.

22-5 RELACIONES FILOGENETICAS EN LOS INVERTEBRADOS

Hasta aquí se ha prestado poca atención a los animales que no tienen columna vertebral, los **invertebrados.** Esta es una omisión seria, porque de los veinte *phyla* animales, diecinueve de ellos son invertebrados.

Sin embargo, la zoología de los invertebrados no ha sido totalmente ignorada. La misma hipótesis de evolución por selección natural que se ha postulado para explicar la diversidad animal entre los vertebrados se puede aplicar a los invertebrados. Los principios básicos de esta hipótesis con relación a las relaciones filogenéticas de los invertebrados son los mismos que se aplican a las relaciones filogenéticas de los vertebrados. Los problemas de los zoólogos de invertebrados son simplemente más complejos. Ellos tienen que ver con organismos que son mucho más numerosos y diversos que los vertebrados. Al mismo tiempo, debido a que la generalidad de los registros fósiles de invertebrados son inadecuados, se pierde mucho de la evidencia que está generalmente presente para el zoólogo de vertebrados.

La falta de registros fósiles adecuados no es bajo ningún punto universal a través del amplio espectro de la vida animal invertebrada. En realidad, los registros de formas con conchas fuertes, como los ammonitas, ostras o braquiópodos están entre los más completos (Fig. 22-7). Pero la mayoría de los invertebrados tienen cuerpos blandos y simplemente no se fosilizan bien. Hay, sin embargo, algunas excepciones notables; se han encontrado fósiles de medusas de la era Precámbrica cuya edad se calcula en unos 600 millones de años. Pero, en general, el registro fósil de muchos organismos es escaso.

Un problema aún mayor lo constituye el hecho de que los períodos más cruciales de la evolución de los invertebrados deben haber ocurrido mucho antes de la formación de los fósiles más antiguos que se conocen y que están contenidos en las rocas. Se han encontrado, por ejemplo, segmentos de gusanos en las rocas precámbricas. Debido a que para la época en que estas rocas se formaron muchos animales habían obtenido un alto nivel de complejidad, es evidente que una historia larga y crucial de la evolución debe haber precedido su desarrollo. Se puede sola-

FIG. 22-7. Un ammonita fósil. Debido a su cubierta dura, que se preserva fácilmente, estos fósiles de invertebrados son numerosos. Los ammonitas son una excepción a la regla general de que la evolución se dirige desde una morfología simple a una más compleja. (Foto cortesía de Ward's Natural Science Establishment, Inc., Rochester, N. Y.)

mente adivinar las condiciones de este período. Si los zoólogos de vertebrados no tuvieran los fósiles cuyo origen precediera la aparición del primer mamífero primitivo, estarían en una situación similar en relación con la naturaleza y la evolución de los mamíferos.

A pesar de todo, para ciertas formas, el registro de fósiles de la vida invertebrada desde el Precámbrico es bastante completo. Como la de los vertebrados, este registro apoya definitivamente la hipótesis de la evolución por selección natural, como una explicación para la diversidad animal. Por lo tanto, parece haber poca razón para sospechar que esta hipótesis entraría en contradicción si se hallaran repentinamente fósiles que faltan en algunos grupos.

FIG. 22-8. Este fósil animal exhibe claramente segmentación externa. Sin embargo, estos fósiles han dado poca o ninguna evidencia en relación con la segmentación interna. (Foto cortesía de *Milwaukee Journal.*)

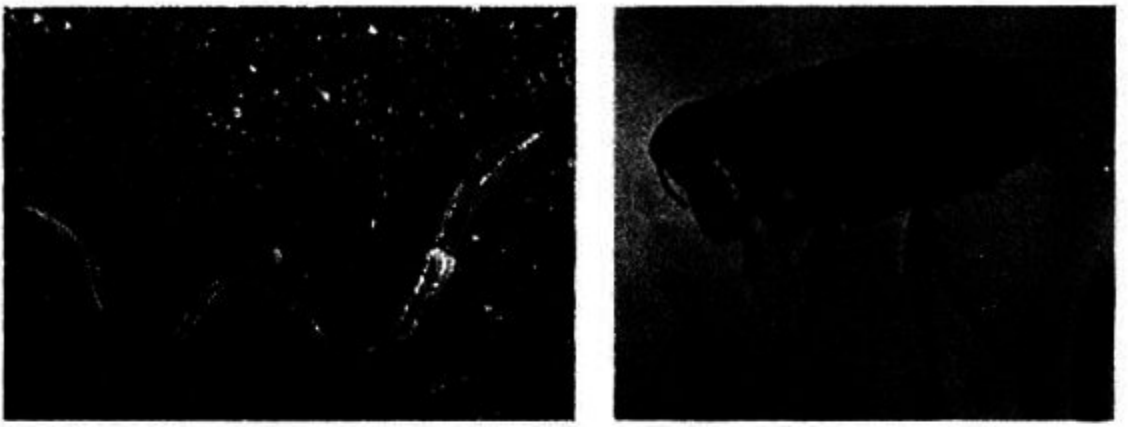


FIG. 22-9. La segmentación obvia de la lombriz de tierra, *phylum Annelida*, también se puede mostrar en la pulga, *phylum Arthepoda*. (Fotos cortesía de Lynwood M. Chance, izquierda, y Ward's Natural Science Establishment, Inc., Rochester, N. Y.)

Sería prácticamente imposible tratar todos o siquiera la mayoría de los problemas que encuentra el zoólogo de invertebrados al establecer una filogenia satisfactoria. Se puede seleccionar, por lo tanto, un ejemplo que ilustre el razonamiento, para llegar a establecer una filogenia.

Como se dijo anteriormente, los fósiles de animales segmentados se conocen desde la era Precámbrica (Fig. 22-8). Tal vez el ejemplo viviente mejor conocido de un animal segmentado es el de la lombriz de tierra (Fig. 22-9); sin embargo, la segmentación, bajo ningún punto está limitada a la lombriz de tierra y a otros anélidos. En realidad, aunque la característica aparece primero en el grupo de los anélidos, un ojo entrenado puede percibir las características de segmentación, en todos los grupos animales que estén por encima de los anélidos, con excepción de los equinodermos*. En los vertebrados (el *Phylum chordata)*, por ejemplo, los lo mismo que las ramificaciones nerviosas que se originan a cada lado del sistema nervioso central. El abdomen de la pulga *(Phylum arthropoda)* es claramente segmentado y la naturaleza segmentada de su cabeza y tórax también se puede demostrar aunque es más difícil descubrirlo a primera vista.

Sin embargo, la segmentación es menos obvia en otros grupos. Por ejemplo, los animales del *Phylum mollusca* (chitones, caracoles, ostras, calamares, etc.) son formas de cuerpos blandos que poseen una concha o algún tipo de modificación semejante. Como se señaló en el Capítulo 16, la similitud al comienzo del desarrollo embrionario es una indicación excelente de una íntima relación filogenética. Esta similitud existe entre el desarrollo embrionario de los anélidos y el de los moluscos.

Aun así, los anélidos muestran una clara segmentación, mientras que los moluscos, en general, no la muestran. Para ser específicos, hasta hace muy poco la

* Las afinidades entre los equinodermos (estrellas de mar, erizos de mar) y otros grupos de invertebrados es bastante oscura. La segmentación en los equinodermos es claramente imposible, puesto que son radiales en lugar de tener una simetría bilateral. Su desarrollo embrionario, que se parece al de algunos chordata, los coloca en una posición superior en la lista de los *phyla* de invertebrados.

segmentación se vio en los moluscos solamente en la concha de los chitones, que tiene ocho secciones; internamente, los moluscos dan muy poca evidencia de segmentación. No obstante, nuestra hipótesis predice que la segmentación debe estar presente por lo menos en algún tiempo durante la evolución de los moluscos:

Hipótesis: *Si...* los moluscos están íntimamente relacionados con los anélidos, ...

Predicción: *entonces...* los moluscos deben haber mostrado segmentación interna en alguna época.

Nótese que una predicción secundaria de esta hipótesis sería la del desarrollo embrionario similar en los anélidos y moluscos. La verificación de esta predicción es muy significativa. En realidad, desde luego, fue la observación de la similitud en el desarrollo lo que dio origen a la hipótesis, en lugar de ser a la inversa. El hecho de que no haya evidencia de una segmentación interna es desalentador y limita muchísimo lo que de otra manera sería una hipótesis bien apoyada.

Los registros fósiles de moluscos contribuyen muy poco. Las rocas ordovicianas contienen moluscos que deben relacionarse íntimamente con los chitones. Estos moluscos, sin embargo, tienen una sola cubierta no segmentada, que contribuye menos que los chitones actuales a establecer una segmentación interna. Por otra parte, el período Ordoviciano fue hace 425 o 500 millones de años. De aquí que cualquier hipótesis que proponga una íntima relación filogenética entre anélidos y moluscos debe seguramente predecir, por lo menos, trazos de segmentación interna en el cuerpo en los moluscos ordovicianos. Desafortunadamente, las partes internas blandas del cuerpo no se preservan en estos organismos. Por esto, hasta hace poco, la hipótesis permaneció aceptada solamente con la evidencia embriológica, pero esencialmente no tenía apoyo (pero tampoco contradicción) en cuanto a la predicción de segmentación interna. Si no hubiera sido por la evidencia embriológica, la hipótesis habría sido abandonada como una hipótesis de verificar con experimentos o con observación.

De un día para otro, el panorama se cambió dramáticamente. En 1952 los oceanógrafos daneses sacaron de una profundidad oceánica de aproximadamente dos millas, un molusco de la misma clase del chitón. ¡Este organismo era verdaderamente un «fósil viviente» porque otros miembros de su orden se conocían sólo como fósiles ordovicianos! Se tenía entonces una oportunidad para verificar la hipótesis anélido-molusco. Y, como se predijo, los nuevos moluscos encontrados brindaban clara evidencia de segmentación interna.

Desafortunadamente, estos oportunos descubrimientos son muy raros*. Sería poco razonable contar con tales hallazgos para apoyar muchas hipótesis referentes a relaciones filogenéticas y los zoólogos generalmente no lo hacen.

A pesar de todo, el caso apoya la hipótesis de evolución por selección natural como

---

* Tal vez el ejemplo paralelo más cercano en la zoología de vertebrados fue la captura en 1938, fuera de Madagascar, de un celecanto vivo, un pez que se creía que se había extinguido hace muchos millones de años. Desde entonces, se han recogido y estudiado unos pocos especímenes más. El hecho de que el animal se parecía mucho a modelos que se habían construido de él, teniendo como base los fósiles presentes, fue de interés particular y, por lo tanto, aseguró la exactitud de las técnicas utilizadas en la reconstrucción.

una explicación para la diversidad animal. Además, da seguridad en cuanto a los métodos en los que los biólogos tienen que apoyarse en sus esfuerzos para establecer las relaciones filogenéticas.

22-6 «RAZON DE SER»

Si la diversidad animal se debe explicar por la hipótesis de evolución por selección natural, debe haber buenas razones para retener cualquier característica exhibida por una especie. Como se vio mucho antes, en cualquier punto particular de su historia, una especie muestra la suma total de los cambios adaptativos preservados (o por lo menos no eliminados) por seleccion natural. Por lo tanto, cualquier característica anatómica o fisiológica incorporada en un animal debe tener algún valor selectivo o, por lo menos, no ser perjudicial selectivamente. Si la característica no estuviera de acuerdo con este criterio, no habría evolucionado.

En general, los registros fósiles apoyan el hecho de que las formas animales anatómicamente más complejas aparecieron en la Tierra más tarde que las formas simples. Es ciertamente razonable asumir que los sistemas biológicos simples debieron haber precedido en tiempo a los complejos. Y, como hemos visto, es también consistente con nuestra hipótesis asumir que en ciertos grupos debió haber alguna ventaja selectiva al convertirse en más complejos. Nótese que no estamos diciendo aquí que un aumento en la complejidad es la regla general en la evolución animal, y que actúa uniformemente en todos los grupos. De hecho, por lo menos en una forma (los ammonitas), se encontró un *descenso* en complejidad. Lo que estamos diciendo es que, *en algunos grupos* la selección natural ha favorecido un aumento en complejidad.

Considérese, primero, la evolución de la multicelularidad. Los organismos multicelulares deben haber sido precedidos por oganismos unicelulares. ¿Qué presiones de selección favorecieron la adopción de un estado multicelular en algunos grupos? El examen de estas formas revela la respuesta. El estado multicelular permite la especialicación celular (es decir, algunas células capturan y digieren el alimento, otras deben jugar algún papel en la reproducción o protección del organismo, y otras en la impulsión, etc.). El resultado es un aumento correspondiente en la habilidad del organismo para explorar y explotar su ambiente.

Sobre cuándo o cómo evolucionó la multicelularidad, podemos solamente especular. Los registros fósiles lógicamente no ayudan mucho, pues los animales multicelulares complejos estaban ya firmemente establecidos en el período Precámbrico. Debemos contentarnos solamente con examinar organismos como el *Volvox*, una colonia simple de células especializadas, y suponer que esta forma podría tener alguna semejanza con el primer organismo multicelular.

Después, en alguna etapa de la evolución, ciertas formas multicelulares desarrollaron una estructura de dos capas. Esta estructura está presente en algunos miembros de *Phylum cnidaria* (celenterados). La **cavidad gastrovascular** así formada (Fig. 22-10) sirve para las funciones tanto digestivas como circulatorias. Ahora, la digestión puede ser extracelular; las células que recubren la cabidad secretan enzimas digestivas directamente sobre la presa capturada. ¿Cuál es la

ventaja selectiva de esta organización? La respuesta obvia es que los organismos grandes que no podían ser ingeridos por una célula, se pueden utilizar ahora como alimento.

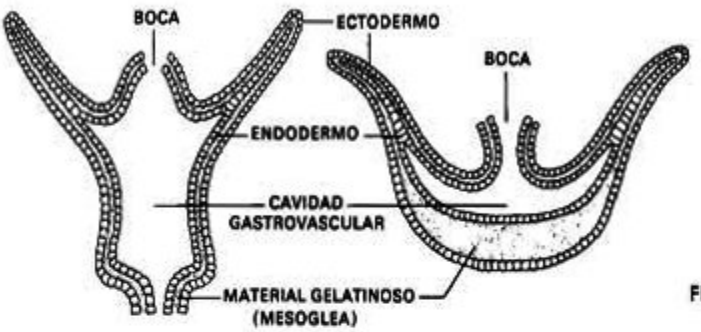


FIG. 22-10

El desarrollo de una tercera capa de células (mesodermo) entre las capas interna y externa es característico en todas las formas de vida que presentan la complejidad de los cnidarios, o por encima de ellos. Desde luego, después de alcanzar una cierta complejidad, la presencia de un mesodermo establece la necesidad de los sistemas circulatorio y excretor; ya no están expuestas todas las células al medio acuoso del cual pueden extraer el oxígeno y en el cual pueden liberar sus productos de desecho. De nuevo se puede preguntar: ¿qué ventaja selectiva tiene el mesodermo? Y ahora la respuesta parece clara: del mesodermo se desarrollan sistemas complejos (como son el sistema muscular y el circulatorio) que caracterizan y dan esa versatilidad a las formas animales complejas más avanzadas.

El tipo de análisis que precede se puede extender a los organismos a través de todo el reino animal. Dadas las variaciones que se encuentran en los grupos animales presentes hoy en la Tierra, generalmente se pueden descubrir las razones sobre por qué estas variaciones tienen un valor selectivo para los organismos que las poseen.

22-7 CONCLUSION

Una hipótesis de evolución por selección natural brinda una explicación del origen y del resultado de la diversidad animal. Las predicciones que siguen de la aceptación de esta hipótesis generalmente tienen apoyo y ninguna se ha refutado. Al aceptar la hipótesis, el zoólogo trata de establecer las relaciones filogenéticas entre los diversos grupos de animales. Al mismo tiempo, reconoce que la naturaleza móvil del proceso evolutivo hace que la creación de diagramas filogenéticos perfectamente construidos sea un trabajo virtualmente imposible.

La aceptación de la hipótesis de selección natural para explicar la diversidad animal lleva a predicciones verificables en referencia a las relaciones entre la presencia de nichos ecológicos y la evolución animal, extinción, emergencia, etc.

También le permite al zoólogo ver que las ventajas selectivas de las características morfológicas, anatómicas y fisiológicas de un animal dado, le ayudan a ocupar con éxito su nicho ecológico particular.

EJERCICIOS

1. ¿Qué es un diagrama filogenético?
2. ¿Por qué el concepto de especies estáticas e invariables de Linnaeus falla al explicar la diversidad animal?
3. ¿Por qué la hipótesis de evolución por selección natural es un medio satisfactorio de explicar la diversidad animal?
4. ¿Cuáles son las dificultades inherentes en la construcción de un diagrama filogenético completamente satisfactorio?
5. ¿Qué razones puede sugerir Ud. para la radiación adaptativa que se llevó a cabo en los mamíferos al final de la Edad de los Reptiles?
6. En términos de intercambio de materiales con su medio, ¿qué ventajas tienen los protozoarios sobre los organismos multicelulares?
7. Enumere varias desventajas de una forma de vida unicelular.
8. Un confuso organismo conocido como *Peripatus* se le llama a menudo el «eslabón perdido» entre los anélidos y los artrópodos. Lea más acerca de la estructura del *Peripatus* en *Animals Without Backbones* de Buchsbaum (ver la lista de referencia) o en una enciclopedia. ¿Qué evidencia sugiere el papel de eslabón perdido para el *Peripatus?*

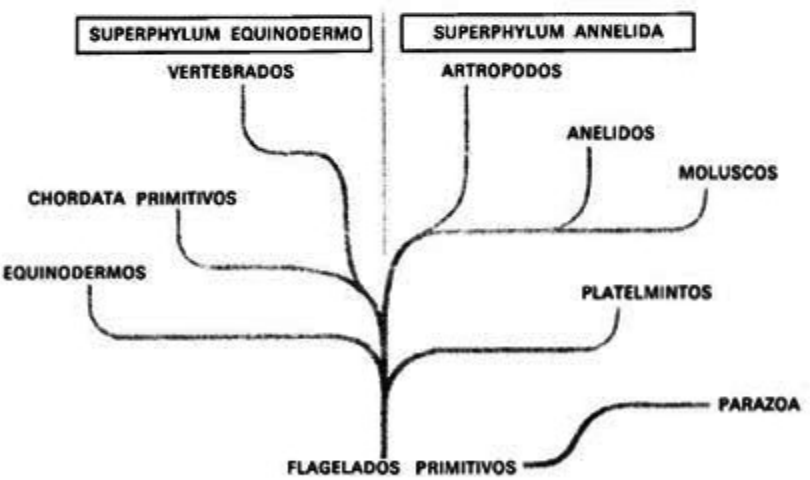


FIG. 22-11

9. ¿En dónde colocaría Ud. al *Peripatus* en el diagrama filogenético que se presenta en la Fig. 22-11? A menudo se describe que los invertebrados han evolucionado en dos grandes grupos o «superphyla». Estos dos superphyla son los anélidos y los equinodermos. La figura 22-11 ilustra este esquema filogenético. En base de la información contenida en esta figura, conteste los ejercicios 10-12.

10. ¿Qué evidencia discutida en este capítulo apoya la hipótesis que propone una íntima relación entre los anélidos y los moluscos?
11. Usando a Buchsbaum como referencia, explique por qué los equinodermos se colocan en el tronco que lleva hacia los vertebrados, a pesar de su simetría radial primitiva.
12. De acuerdo con la construcción de este diagrama, explique por qué no es satisfactorio el término de eslabón perdido que se aplica al *Peripatus*.
13. ¿Por qué esperaríamos que los organismos como el *Peripatus* y el Ornitorrinco ocuparan un lugar relativamente sin importancia en el mundo animal de hoy?
14. ¿Qué evidencia sugiere que las aves evolucionaron de los reptiles?

La tabla 22-1 muestra un estudio de un tipo de pigmento visual, vitamina A_1 o A_2, en varios grupos de vertebrados. Las diferencias entre estas dos moléculas son ligeras (sólo un doble enlace), pero cada una tiene un espectro de absorción característico en el fotómetro. La presencia del pigmento se indica por un signo más (+), y la ausencia por un signo menos (—). Un doble más (++) indica que cuando ambos pigmentos están presentes, uno está en mayor cantidad. Estudie esta tabla y entonces responda los ejercicios 15-17.

TABLA 22-1

ANIMAL	VITAMINA A_1	VITAMINA A_2
PEZ DE AGUA DULCE	—	+
SALMON (VIVE EN AGUA SALADA PERO VUELVE AL AGUA DULCE PARA EL DESOVE)	+	++
ANGUILA (VIVE EN AGUA DULCE PERO VUELVE AL AGUA SALADA PARA EL DESOVE)	++	+
RANA		
RENACUAJO (ACUATICO)	—	+
ADULTO	+	—
LAGARTIJA ROJA DE LA NUEVA INGLATERRA *		
RENACUAJO	—	+
ADULTO TERRESTRE	+	—
ADULTO ACUATICO	—	+
VERTEBRADOS TERRESTRES	+	—
VERTEBRADOS MARINOS	+	—

* La lagartija roja (una salamandra) tiene tres fases en su ciclo de vida: el estado de renacuajo con branquias, la forma terrestre adulta con pulmones y una fase acuática en la cual el adulto desarrolla branquias y regresa al agua.

15. Construya un árbol filogenético de estos organismos. En base de su conocimiento general, ¿qué grupos escogería Ud. como los antecesores de los otros?
16. ¿Qué hipótesis formularía Ud. sobre los habitats de las anguilas y salmones ancestrales?
17. Formule una hipótesis sobre cuál apareció primero en la historia evolutiva, si el pez de agua dulce, o el marino. Explique las razones para su selección.

LECTURAS SUGERIDAS

BUCHSBAUM, R., *Animals Without Backbones* (Chicago: University of Chicago Press, 1948). Un libro fácil de leer y bellamente ilustrado, que lleva varias ediciones desde su primera aparición en 1938. Trata exclusivamente de los invertebrados.

HANSON, E.D., *Diversidad animal* (México: UTEHA). Un folleto conciso y bien escrito que da una gran visión sobre cómo el biólogo ataca los problemas de la diversidad animal.

ROMER, A.E., *Man and the Vertebrates* (Chicago: University of Chicago Press, 1941). Una revisión comprensiva de la anatomía comparada de los vertebrados y su significancia en la evolución.

SIMPSON, G.G., *Life of the Past* (New Haven: Yale University Press 1953). Un experto notable escribe sobre registros de fósiles y su contribución a la teoría evolutiva.

APENDICE 1

CONVERSION DE ESCALAS DE TEMPERATURA

Conversión de temperaturas centígradas a temperaturas absolutas

La siguiente fórmula brinda un medio fácil para convertir una lectura centígrada a su valor apropiado en temperatura absoluta (K):

$K = °C + 273.$

La temperatura absoluta es siempre 273° mayor que el valor centígrado correspondiente. La escala absoluta está basada en el hecho de que cuando un gas se enfría, por cada grado centígrado de descenso en su temperatura, el gas se contrae a 1/273 de su volumen a 0°C. Entonces teóricamente, un gas no tendría volumen a —273° C. Esta temperatura, la más baja posible en el universo, no se ha obtenido en el laboratorio.

Conversión de valores centígrados a Farenheit

Tanto las escalas centígradas como Fahrenheit están calculadas en base a: congelación y ebullición del agua, pero puesto que los intervalos en las dos escalas son diferentes, las temperaturas correspondientes no se pueden calcular tan fácilmente como es el caso de la conversión de temperaturas centígradas a temperaturas absolutas. Entre los puntos de congelación y ebullición del agua en la escala Fahrenheit hay 180 grados (212—32), o divisiones. En la escala centígrada hay solamente 100 divisiones. Una división en la escala centígrada equivale a 180/100=1,8=9/5 de división en la escala Fahrenheit. En una forma semejante, un grado Fahrenheit es igual a 5/9 de grado centígrado. Por lo tanto, para la conversión de temperaturas centígradas a Fahrenheit se puede usar la siguiente fórmula:

$°C = 5/9\ (°F - 32).$

La fórmula se invierte al convertir centígrados a Fahrenheit:

$°F = 9/5\ (°C + 32)$.

La escala Celsius

Otra escala de temperatura que se encuentra frecuentemente en trabajos científicos, es la escala Celsius. Se dice a veces que puede intercambiarse con la centígrada, y es verdad. Cualquier valor dado en la centígrada (por ejemplo, la temperatura del cuerpo, 37° C) se leería lo mismo en la escala Celsius. No obstante, las dos no son idénticas. La diferencia está en la manera en que se determina el punto cero; la escala Celsius fija el punto cero por un método mucho más exacto. Por consiguiente, las diferencias entre las dos escalas son semejantes a las que hay entre una regla de madera y una regla metálica con grabaciones hechas por una máquina. Ambas reglas miden lo mismo, y las divisiones en las dos escalas son idénticas. pero una es mucho más exacta. Para los datos de temperatura que se han dado en este libro se ha utilizado, en su mayor parte, la escala centígrada, puesto que la diferencia entre las dos medidas no es significativa para los problemas biológicos.

APENDICE 2

CALCULO DE LA VARIANCIA DE UNA MUESTRA DE DATOS

Como se discutió en la Sección 5-4, se puede calcular la variancia para los datos en cualquier curva de distribución relativamente normal. La variancia (representada por s^2) es la medida de la dispersión que hay entre los datos y el promedio. Se puede calcular por la siguiente fórmula:

$$s^2 = \frac{\Sigma f(X - \bar{X})^2}{N - 1}.$$

Para encontrar la variancia, se obtiene la diferencia entre cada observación X y el promedio $\bar{X}$ y se eleva al cuadrado:

$$(X - \bar{X})^2.$$

(El valor se eleva al cuadrado por razones matemáticas que nosotros no necesitamos discutir aquí. Sin embargo, algebraicamente, esto tiene un valor práctico, puesto que impide que el valor se convierta en negativo. De otra manera, los valores positivos y negativos se anularían el uno al otro, y para una curva normal, la variancia sería cero.) Cada factor elevado al cuadrado se multiplica entonces por la frecuencia f con la cual ocurre; entonces se determina la suma de estos valores.

$$\Sigma f(X - \bar{X})^2,$$

y se divide por el término $N-1$, en donde $N=$ al número total de observaciones.

El siguiente ejemplo ilustra cómo se determina la variancia de una distribución. De unos naipes corrientes se da una mano de cinco cartas. Se tiene en cuenta el número de cartas rojas. Las cartas se barajan de nuevo y el experimento se lleva a cabo en la misma

TABLA A-1

NUMERO DE CARTAS ROJAS POR MANO	NUMERO DE MANOS	TOTAL
0	1	0
1	6	6
2	10	20
3	7	21
4	5	20
5	1	5
	30	72

manera 29 veces más, para dar un total de 30 manos. Los resultados se dan en la Tabla A-1 *. Como se puede calcular fácilmente, el número promedio de cartas rojas por mano (72÷30) es 2,4.

Para encontrar la variancia, encontramos primero la diferencia de los cuadrados entre cada uno de los factores registrados y el promedio. Entonces, en una de las 30 manos, habrá 0 cartas rojas: $(0-2{,}4)^2=5{,}76$; en 6 de las 30 manos, hubo una carta roja: $(1-2{,}4)^2=1{,}96$. Esto se puede continuar para cada valor numérico de cartas rojas, desde 0 hasta 5. Los valores obtenidos se dan en la Tabla A-2, segunda columna.

TABLA A-2

NUMERO DE CARTAS ROJAS POR MANO *(X)*	VALOR DE $(X-\bar{X})_2$	FRECUENCIA *(f)* (NUMERO DE MANOS)	PRODUCTO $f(X-\bar{X})_2$
0	5,76	1	5,76
1	1,96	6	11,76
2	0,16	10	1,60
3	0,36	7	2,52
4	2,56	5	12,80
5	6,76	1	6,76

En el paso siguiente, al multiplicar el valor de $(X-\bar{X})^2$ por la frecuencia f, se obtienen resultados que se registran en la última columna de la Tabla A-2. Entonces, todos estos productos se suman y dan un valor de 41,20. Este se divide por $N-1$ $(30-1=29)$,

$$s^2 = \frac{41{,}20}{29} = 1{,}42.$$

Sabemos por pruebas matemáticas que la variancia de una curva perfectamente simétrica de distribución normal es 1,0. Como se observa, la variancia de los datos en el ejemplo anterior no está muy lejos de este valor. Una variancia de 3 o más representa una desviación muy grande de la curva normal.

* Datos y explicación de F. Mosteller, R. E. K. Rourke y G. B. Thomas, *Probability with Statistical Applications* (Addison-Wesley, 1961), pp. 195-196.

APENDICE 3

TABLA DE AMINOACIDOS

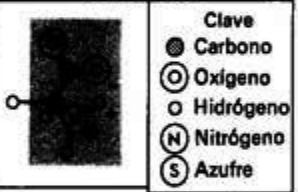
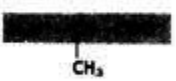
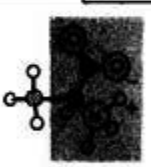
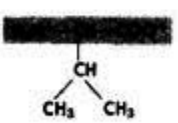
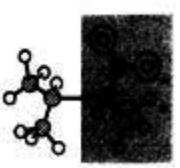
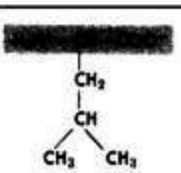
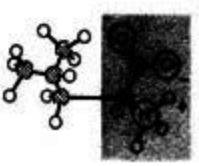
NOMBRE	ABREVIATURA	FORMULA ESTRUCTURAL	FORMULA DE ESFERAS Y BARRAS
Glicina	gly		
Alanina	ala		
Valina	val		
Leucina	leu		

TABLA DE AMINOACIDOS (CONTINUACION)

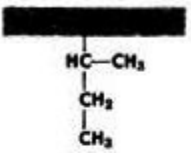
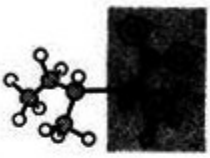
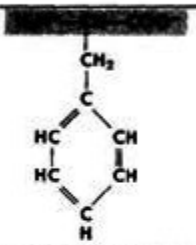
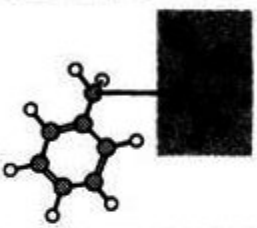
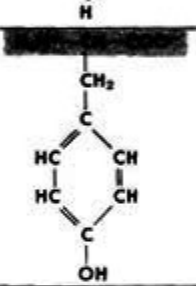
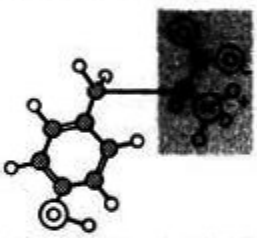
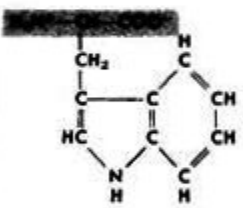
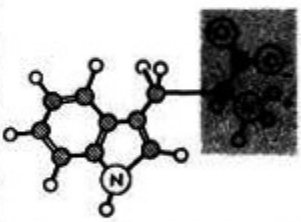
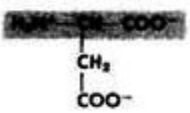
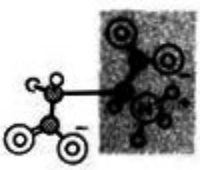
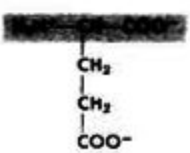
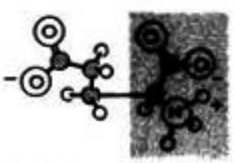
NOMBRE	ABREVIATURA	FORMULA ESTRUCTURAL	FORMULA DE ESFERAS Y BARRAS
Isoleucina	ileu		
Fenilalanina	phe		
Tirosina	tyr		
Triptófano	try		
Acido aspártico	asp		
Acido glutámico	glu		

TABLA DE AMINOACIDOS (CONTINUACION)

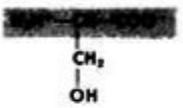
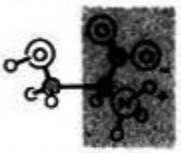
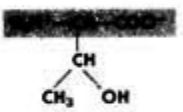
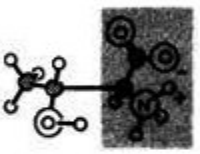
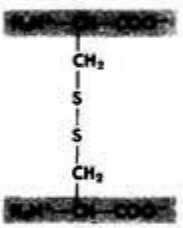
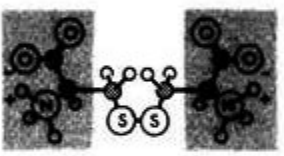
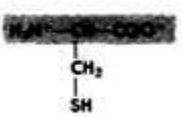
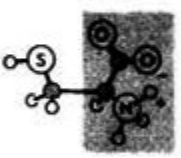
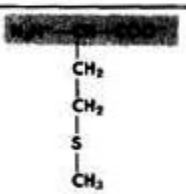
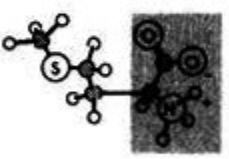
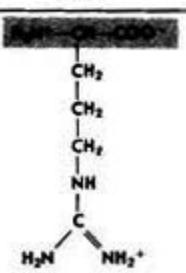
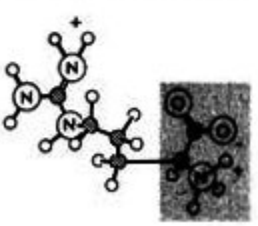
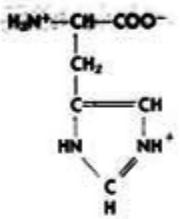
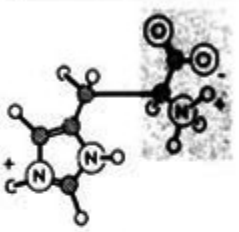
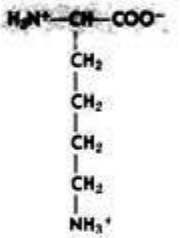
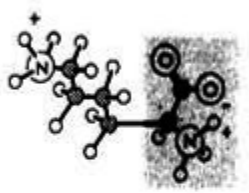
NOMBRE	ABREVIATURA	FORMULA ESTRUCTURAL	FORMULA DE ESFERAS Y BARRAS
Serina	ser		
Treonina	thr		
Cistina	cys		
Cisteina	cys H		
Metionina	met		
Arginina	arg		

TABLA DE AMINOACIDOS (CONTINUACION)

NOMBRE	ABREVIATURA	FORMULA ESTRUCTURAL	FORMULA DE ESFERAS Y BARRAS
Histidina	his		
Lisina	lys		

APENDICE 4

MUESTRA DE UNA CLAVE PARA ARBOLES, UTILIZANDO LOS FRUTOS

La clave completa, de la cual se toma este ejemplo*, contiene 125 pares de ingresos y es del tipo dicotómico. Es decir, el que la usa comienza por escoger entre dos amplias descripciones alternativas del fruto que tiene en la mano, y progresa de un par de números a otro par de números en la forma en que se le dirige, escogiendo siempre entre las dos alternativas hasta que llega a la identificación del fruto.

1. La fruta es un cono o tiene una forma de cono, distinguida por escamas que se sobreponen..... 2
1. La fruta no es un cono..... 27

2. Escamas del cono opuestas (pareadas); conos pequeños, la mayoría con una longitud menor de 12,700 milímetros..... 3
2. Escamas del cono alternas (en espiral); la mayoría de los conos tienen más de 12,700 milímetros de longitud..... 5

3. Cono oblongado, cuando está maduro es castaño amarillento: Arbol de la vida o cedro blanco del Norte, *Thuja occidentalis* L.
3. Cono globoso, cuando está maduro es azulado o purpúreo..... 4

4. Cono carnoso (generalmente no se reconoce como un cono); semillas no globosas: Cedro rojo del Este o Cedro Juniper rojo *Juniperus virginiana* L.
4. Conos semicarnosos, cada escama con una pequeña «espiga» en el centro, las semillas con vesículas aeríferas: Cedro blanco del Sur o del Atlántico, *Chamaecyparis thyoides* (L.) B. S. P.

5. Las frutas o semillas tienen una vesícula aerífera terminal (extremidad)... 6
5. Las frutas o semillas tienen dos vesículas aeríferas laterales (lados) o pueden aparecer sin vesículas aeríferas..... 22

---

* Material reproducido con permiso de William M. Harlow, *Fruit Key & Twig Key to Trees and Shrubs* (New York: Dover Publications, 1959), pp. 18-25.

6. Los conos caen en pedazos en la madurez dejando el eje del cono en forma de espiga dirigiéndose hacia arriba en la rama..... 7
6. Las escamas del cono persisten..... 8

7. Cono compuesto de unidades vesiculadas terminales, cuatro ángulos en la base: Tulipanero o álamo amarillo *Liriodendron tulipifera* L.
7. Cono compuesto de escamas aplanadas, llevando cada una dos semillas con vesículas aeríferas: Alamo del bálsamo, *Abies balsamea* (L.) Mill.

8. Brácteas pequeñas y puntiagudas visibles entre las escamas cerca de la base del cono; cono hacia arriba en el árbol (Lárices)..... 9
8. Brácteas no visibles, o no existentes; los conos penden en el árbol..... 10

9. Conos con una longitud de unos 15,875 milímetros: Alerce, *Larix laricina* (DuRoi) K. Koch.
9. Conos con una longitud entre 25 y 31,750 milímetros: Lárice europeo, *Larix decidua* Mill.

10. Escamas de los conos más o menos engrosadas (pinos)..... 11
10. Escamas de los conos casi tan delgadas como el papel (abetos y pinabetes). 18

11. Conos con una longitud entre 10,16 y 20,32 centímetros, con tallos largos: Pino blanco, *Pinus strobus* L.
11. Conos con una longitud de menos de 10,16 centímetros, tallos cortos, o sin tallos (sésiles)..... 12

12. Conos asimétricos (podados a los lados), generalmente permanecen cerrados en la madurez: Pino americano, *Pinus banksiana* Lamb.
12. Conos simétricos, abriéndose en la madurez o durante la siguiente estación. 13

13. Escamas del cono sin armadura (sin espinas) o espinas poco diferenciadas.... 14
13. Escamas de los conos con espinas definidas..... 15

14. Escamas sin armadura, las superficies externas más o menos suaves y redondeadas: Pino rojo o de Noruega, *Pinus resinosa* Ait.
14. Escamas con puntas elevadas en forma de pirámide teniendo algunas veces pequeñas espinas no diferenciadas: Pino de Escocia, *Pinus sylvestris* L.

15. Espinas en forma de garra: Pino de la meseta montañosa, *Pinus pungens* Lamb.
15. Espinas pequeñas y más delgadas..... 16

16. Espinas muy delgadas, algunas veces se desprenden: conos cerrados más o menos oblongados: Pino de hoja corta, *Pinus echinata* Mill.
16. Espinas conspicuas; conos en forma de huevo (ovoide)..... 17

17. Conos abiertos tienden a ser aplanados en la base; agujas en tres: Pino tea, *Pinus rigida* Mill.
17. Conos abiertos más o menos redondeados en la base; espinas en dos: Pino de Virginia o pino de cepillo, *Pinus virginiana* Mill.

18. Conos con longitud entre 10,16 y 15,24 centímetros: Abeto de Noruega, *Picea abies* (L.) Karst.
18. Conos con longitud de menos de 7,62 centímetros..... 19

19. Conos púrpura en la madurez, escamas con filos evidentemente ásperos: Abeto negro, *Picea mariana* (Mill.) B. S. P.

19. Conos castaños en la madurez (escamas), los extremos de las escamas suaves o levemente ásperos..... 20

    20. Conos con una longitud de unos 19,050 milímetros, o menos: Abeto del Este, *Tsuga canadensis* (L.) Carr.
    20. Conos con más de 25,400 milímetros de longitud..... 21

21. Conos oblongados, las escamas flexibles, con extremos rectos y suaves: Abeto blanco, *Picea glauca* (Moench.) Voss.
21. Conos ovoides (en forma de huevo), escamas frágiles, con filos redondeados y ligeramente ásperos: Abeto rojo, *Picea rubens* Sarg.

    22. «Semillas» (nuecesillas) con vesículas aeríferas conspicuas (use lupa); escamas de los conos se caen en la madurez o durante el siguiente invierno. 23
    22. «Semillas» sin vesículas aeríferas conspicuas, escamas de los conos persistentes (observe los conos viejos de la previa estación): Arraclán manchado, *Alnus rugosa* (DuRoi) Spreng, o arraclán suave, *Alnus serrulata* (Ait.) Willd.

23. El cono se madura en la última parte de la primavera o primera parte del verano, y entonces se rompe; nuecesillas con vesículas vellosas (use lupa); abedul rojo o del río, *Betula nigra* L.
23. El cono se madura en el otoño, vesículas de las nuecesillas esencialmente suaves (sin pelusa)..... 24

    24. Cono hacia arriba en las ramas; tallo corto, oblongado; escamas persistentes durante parte del invierno..... 25
    24. Conos colgados, esparcidos (hacia los lados), o algo hacia arriba; tallo largo, delgado, cilíndrico; escamas caen generalmente en la madurez.... 26

25. Escamas con vellos (use lupa): Abedul amarillo, *Betula alleghaniensis* Britton *(B. lutea* Michx. F.).
25. Escamas esencialmente sin pelusas: Abedul dulce o negro, *Betula lenta* L.

    26. Conos colgantes, longitud entre 2,54 y 3,81 centímetros: Abedul de papel o blanco, *Betula papyrifera* Marsh.
    26. Conos esparcidos o algo erectos, longitud de unos 19,050 milímetros: Abedul café, *Betula populifolia* Marsh.

27. Fruto con una vesícula delgada en el extremo, o rodeando la cavidad de la semilla..... 28
27. Fruto sin vesículas..... 44

    28. Fruto pareado (doble), las dos partes unidas en la base, pero generalmente separadas (arce)..... 29
    28. Fruta única, no en pares..... 35

29. Frutas se maduran y se liberan en la última parte de la primavera..... 30
29. Fruta se madura en el otoño..... 31

APENDICE 5

UN DIAGRAMA TAXONOMICO DE LOS REINOS VEGETAL Y ANIMAL

Como se indicó en los Capítulos 17 y 22, se han propuesto muchos diagramas taxonómicos diferentes tanto para el reino vegetal como para el reino animal. Desde luego, algunos sistemas incluyen un tercer reino, el *protisto*, porque estos organismos muestran características tanto de plantas como de animales (como la *euglena)* o porque simplemente son difíciles de clasificar como plantas o comó animales. Aunque los autores han decidido mantener el plan de dos reinos solamente, el estudiante debe examinar otros libros de Biología para ver el amplio número de variaciones existentes.

Desde 1883 hasta muy recientemente, había para el reino vegetal un diagrama taxonómico que reconocía solamente cuatro phyla: Thallophyta (algas y hongos), Bryophyta (musgos), Pteridophyta (en su mayoría helechos) y Spermatophyta (plantas con semillas). Los avances modernos en Anatomía y Fisiología vegetal han alterado forzosamente este sistema. En el nuevo sistema, solamente sobrevive el Bryophyta como un phylum. El Pteridophyta y el Spermatophyta desaparecen como phyla, sus grupos subordinados se han unido en un subreino, el Embryophita. El phylum Thallophyta, por el contrario, se ha elevado al rango de subreino, y se han creado diez phyla separados a partir de grupos que se tenían antes como clases.

Una de las ventajas que tenía el sistema anterior de los cuatro phyla era que francamente enfatizaba la evolución gradual de la anatomía y la reproducción vegetal (especialmente la última) discutidas en el Capítulo 21. Los autores se vieron tentados a usar el mismo sistema en este libro. Pero si se presentara lo que ahora se sabe que es básicamente una visión poco acertada de la sistemática del reino vegetal, se negaría los principios mismos de la ciencia que este libro intenta enfatizar. Por consiguiente, hemos abordado el problema, del modo que esperamos sea satisfactorio, para indicar los elementos del viejo sistema lo mismo que la superestructura general del nuevo. Como un punto ilustrativo, note que las plantas que en el sistema antiguo estaban clasificadas como Pteridophytas y Spermatophytas han sido colocadas dentro de llaves en el nuevo sistema, para demostrar las diferencias importantes que se tenían en cuenta en la previa agrupación.

Los autores llaman la atención sobre el hecho de que en Botánica, los términos «división» y «subdivisión» generalmente se utilizan en lugar de los términos «phylum» y «subphylum», respectivamente. No obstante, pensamos que esto no tiene importancia en un nivel introductorio.

REINO VEGETAL

Subreino Thallophyta

Cuerpo de la planta completamente indiferenciado, sin raíces, tallos ni hojas. Sin tejido vascular (conductor); puede o no tener clorofila. La reproducción es en su mayor parte asexual por fisión o esporos, con partes que producen gametos o esporos generalmente unicelulares.

EN EL VIEJO SISTEMA SUBPHYLUM ALGA (THALLOPHYTAS CON CLOROFILA)

PHYLUM CYANOPHYTA. Las algas verdes azuladas. Sin un núcleo organizado ni plastidios en las células. Inmóviles. Unicelular o colonial. Reproducción en su mayor parte asexual. Unas 1.500 especies encontradas en habitats acuáticos y marinos, en rocas y suelos pantanosos.
EJEMPLOS: *Nostoc, Oscillatoria.*

PHYLUM EUGLENOPHYTA. Euglena. Flagelados, con plastidios verdes brillantes. Reproducción asexual por fisión longitudinal. Extremadamente móviles (a menudo clasificados como animales bajo el phylum Protozoa). Unas 300 especies, encontradas en aguas dulces, estancadas o en suelos húmedos.
EJEMPLO: *Euglena.*

PHYLUM PYRROPHYTA. Dinoflagelados. Pared celular dura de placas con surcos y flagelos para movimiento. Predominantemente reproducción asexual. Unas 1.000 especies, en su mayoría marinas, unas pocas de agua dulce.
EJEMPLO: *Peridinium.*

PHYLUM CHRYSOPHYTA. Algas doradas. Muchas formas móviles; pared celular con silicatos produciendo unas formas perfectas, geométricas y variadas. Unas 5.000 especies marinas, de agua dulce y terrestre.
EJEMPLO: Diatomeas.

PHYLUM PHAEOPHYTA. Algas pardas. Inmóviles. Reproducción sexual y asexual. Unas 1.500 especies, en su mayoría marinas.
EJEMPLOS: *Fucus, Sargassum.*

PHYLUM RHODOPHYTA. Algas rojas. Reproducción sexual, por gametos inmóviles. Unas 3.000 especies marinas.
EJEMPLOS: Todas las verdaderas malezas marinas.

PHYLUM CHLORPHYTA. Algas verdes. Contienen pigmentos que son esencialmente los mismos que se encuentran en las plantas superiores. Reproducción asexual y sexual. Se conocen formas unicelulares, coloniales y multicelulares. Tipos móviles o inmóviles. Unas 5.000 especies marinas y de agua dulce.
EJEMPLOS: *Protococcus (Pleurococcus), Spirogyra, Ulothrix.*

REPRODUCCION ASEXUAL Y SEXUAL SIENDO LA ULTIMA DE NATURALEZA PRIMITIVA

Subreino Thallophyta (cont.)

PHYLUM SCHIZOMYCOPHYTA. Las bacterias. Formas unicelulares que se reproducen asexualmente por fisión. Unas 2.000 especies que se encuentran en casi todas partes en donde se presenten condiciones favorables para crecer.
EJEMPLO: *Diplococcus pneumoniae.*
El orden 1 de este phylum incluye las verdaderas bacterias. Unas pocas patógenas al hombre, pero en su mayor parte inofensivas o beneficiosas.
Los órdenes 2-7 contienen muchas formas, de las cuales las más conocidas son los virus y las Rickettsias.

EN EL SISTEMA ANTIGUO SUBPHYLLUM FUNGI (THALLOPHYTAS SIN CLOROFILA)

PHYLUM MYXOMYCOPHYTA. Los mohos de la lama. El cuerpo de las plantas es simple, no diferenciado, Plasmodium multinucleados, sin paredes celulares. Reproducción asexual por esporos, reproducción sexual por gametos flagelados. Se encuentran en bosques húmedos y materias orgánicas en descomposición.
EJEMPLOS: *Physarum polycephalum, Lycogala epidendrum.*

PHYLUM EUMYCOPHYTA. Los hongos verdaderos. El cuerpo de las plantas está compuesto generalmente de hilos de protoplasma llamados hifas. En su mayoría terrestres.

CLASE PHYCOMYCETOS. Hongos de algas. Hifa sin paredes cruzadas. Reproducción sexual. Unas 1.050 especies.
EJEMPLOS: *Rhizopus nigricans* (moho del pan), moho felpudo, moho blanco.

CLASE ASCOMYCETOS. Hongos con receptáculo. Las hifas con paredes cruzadas. Fusión sexual seguida por formación de ascosporo. 12.400 especies.
EJEMPLOS: *Penicillium notatum, Aspergillus,* hierba mora, hongo de copa, moho azul y verde, hongos del polvo.

CLASE BASIDIOMYCITOS. Hongos de basto. Hifas con paredes cruzadas. Fusión sexual seguida por formación de basidiosporos. 13.550 especies.
EJEMPLOS: Tizón, roya, champignon, bejín.

CLASE DEUTEROMYCETOS. Hongos imperfectos. Solamente reproducción asexual. Unas 10.500 especies.
EJEMPLO: Hongo de la tiña.

CLASE LIQUENES. Los líquenes, en realidad una combinación de una alga (generalmente una alga del tipo verde o verde azulada) y un hongo (generalmente un ascomiceto), viviendo en una relación simbiótica (mutualística). Unas 16.000 especies.
EJEMPLO: *Parmelia.*

REPRODUCCION ASEXUAL Y SEXUAL SIENDO LA ULTIMA DE NATURALEZA PRIMITIVA

Subreino Embryophyta

Las plantas verdes con un cigote que se desarrolla en un embrión multicelular cuando todavía está en los órganos sexuales femeninos (arquegonio) o saco embriónico.

PHYLUM BRYOPHYTA. En su mayoría plantas terrestres multicelulares; alternancia de generaciones (metagénesis) con parte de ciclo obviamente gametofítico. Reproducción por gametos y esporos. Sin tejido vascular ni verdaderas raíces.

CLASE HEPATICAE. Las hepáticas, *Marchantia*, unas 8.000 especies.

CLASE ANTHOCEROTAE. Hepáticas cornudas. Unas 320 especies.

CLASE MUSCI. Los musgos verdaderos y la esfagninea. Unas 14.000 especies.

PHYLUM TRACHEOPHYTA. Plantas multicelulares con una obvia generación esporofítica como parte del ciclo. Tejido vascular presente mostrando células especializadas para conducción (xilema y floema). Arquegonia generalmente presente excepto en las angiospermas.

PHYLUM PTERIDOPHYTA DEL SISTEMA ANTIGUO

Subphylum Psilopsida. En su mayor parte plantas vasculares extintas.
Subphylum Lycopsida. Los musgos del basto.
Subphylum Sphenopsida. Las colas de caballo.
Subphylum Pteropsida. Helechos y plantas con semilla. Las últimas con una metagénesis poco conspicua.

CLASE FILICINEAE. Los helechos. Con verdaderas raíces. Muestran metagénesis obvia y típica como las briofitas pero con esporofito en lugar de gametofito en la parte conspicua del ciclo.

ESTAS FORMAS CON ALTERNACION DE GENERACIONES DIFERENCIADA

PHYLUM ESPERMATOFITA DEL SISTEMA ANTIGUO

CLASE GYMNOSPERMAE. Plantas leñosas grandes, en su mayor parte siempre verdes. Semillas descubiertas, sin estar dentro de un ovario. No hay flores presentes.

Orden Cycadales. Las cicadáceas.
Orden Ginkgoales. Los ginkgos.
Orden Coniferales. Los que llevan conos con agujas o escamas.
EJEMPLOS: Pino, abeto, cedro, lápice, ciprés, madera roja.
Orden Gnetales. En su mayoría extintas. Posibles predecesores de las plantas que florecen.

CLASE ANGIOSPERMAE. Las plantas que florecen. Semillas encerradas en un ovario que se madura en un fruto.
Subclase Dicotiledónea. Embriones con dos cotiledones. Haces vasculares ordenados. Partes de la flor en 4,5 o múltiples. Venas de las hojas en forma de red. Aproximadamente 35 órdenes.
EJEMPLOS: Ranúnculos, rosales, olmos, tilo americano, manzano, roble, etcétera.
Subclase Monocotiledónea. Embriones con un cotiledón; haces vasculares esparcidos a lo largo del tallo. Las partes que florecen en 3 o múltiples, hojas con venas paralelas. Aproximadamente 9 órdenes.
EJEMPLOS: Pastos, lirios, iris, orquídeas, palma, junco, etc.

ALTERNACION DE GENERACIONES PRESENTE PERO POCO DIFERENCIADA

REINO ANIMAL

Los organismos que se clasifican como animales generalmente no tienen celulosa en sus paredes celulares, ni tampoco contienen clorofila.

PHYLUM PROTOZOA. Microscópicos, animales unicelulares, que algunas veces se juntan en colonias. Algunos tienen vida libre, otros son parásitos.

CLASE FLAGELADA. Protozoarios que se mueven por protrusiones en forma de látigo conocidas como flagelos. Muy primitivos. Podrían estar íntimamente relacionados con las plantas unicelulares.

CLASE SARCODINA. Protozoarios que se mueven extendiendo pseudópodos.

CLASE SPOROZOA. Protozoarios parásitos que se reproducen por esporos; no tienen medios de locomoción.

CLASE CILIADA. Protozoarios que se mueven por medio de cilias.

CLASE SUCTORIA. Protozoarios con cilias solamente en las etapas de jóvenes, los adultos están adheridos por un tallo al sustrato. Algunos parásitos.

PHYLUM PARAZOA (PORIFERA). Las esponjas, tanto de agua dulce como marinas. Los ínfimos de los animales multicelulares, que se parecen en muchos aspectos a los protozoarios coloniales. El cuerpo perforado con muchos poros para admitir agua, mediante la cual se extrae alimento. Hay tres clases, divididas principalmente de acuerdo con la formación de las espículas de la esponja.

PHYLUM CNIDARIA (CELENTERATA). Animales con simetría radial con una cavidad gastrovascular central. Las paredes del cuerpo están formadas solamente por dos capas celulares. En la capa externa están las células punzantes (nematicistos).

CLASE HYDROZOA. Animales semejantes a las hidras, ya sean simples o coloniales. Generalmente alternancia del estado de ciclo de vida sexual (medusa) con el asexual (pólipo).

EJEMPLOS: *Hidra, Obelia, Physalia* (hombre de guerra portugués).

CLASES SCYPHOZOA. Exclusivamente marinos; estado de pólipo generalmente ausente.

EJEMPLO: *Aurelia.*

CLASE ANTHOZOA. Formas marinas: solitarias o coloniales; sin alternación de generaciones; tentáculos.

EJEMPLOS: Corales, anémonas.

PHYLUM CTENOPHORA. Los tenóforos. Se mueven por medio de ocho bandas de cilias en forma de peineta.

PHYLUM PLATYHELMINTHES. Los gusanos planos. Cuerpo simétrico bilateral, planos, ya sea ovales o alargados con tres capas celulares. Todos tienen células flamíferas como órganos excretorios. Verdadero sistema nervioso central. Sistema esquelético y respiratorio ausentes.

CLASE TURBELARIA. Gusanos planos no parásitos con ectodermo ciliado.

EJEMPLO: *Planaria.*

CLASE TREMATODA. Los gusanos. Gusanos planos parásitos con ectodermo no ciliado, y uno o más suctores. Muchos son parásitos internos.

EJEMPLOS: *Fasciola hepatica* (gusano del hígado del cordero).

CLASE CESTODA. Formas parásitas cuyo cuerpo es una serie de proglótidos separables sin intestino; cabeza con ganchos para agarrarse a las paredes intestinales.

EJEMPLO: Tenia.

PHYLUM NEMERTEA. Los gusanos con proboscis. No parásitos, generalmente animales marinos, con sistema digestivo complejo y proboscis armada con ganchos para capturar la presa. Los grupos ínfimos en la escala evolucionaria con sistema vascular sanguíneo; dos aberturas en el sistema digestivo.

PHYLUM ASCHELMINTHES (NEMATHELMINTHES, NEMATODA). Los gusanos redondos. Un phylum tremendamente grande, caracterizado por cuerpos con simetría bilateral, alargados o cilíndricos; viven como parásitos en plantas y animales o tienen vida libre.
EJEMPLOS: El gusano del vinagre, *ascaris*, anquilostoma, oxiuro, *trichinella*.

PHYLUM ROTIFERA. «Animales rotíferos» con líneas circulares de cilias alrededor de la boca que se mueven con un movimiento que sugiere la rotación de una rueda. Sistema digestivo bien desarrollado. Los más pequeños de los metazoarios.
EJEMPLO: Rotíferas.

PHYLUM BRYOZOA. «Animales mohos». Organismos microscópicos, generalmente marinos, forman colonias ramificadas. Tienen una fila de tentáculos ciliados formando una U por medio de los cuales capturan el alimento.

PHYLUM BRACHIOPODA. Animales marinos con dos caparazones duros, superficialmente se parecen a una ostra. La mayor parte de sus representantes ya extintos.
EJEMPLO: Braquiópoda.

PHYLUM ANNELIDA. Los gusanos segmentados, con cavidades del cuerpo separadas del tubo digestivo; masa encefálica dorsal y médula espinal ventral; las paredes del cuerpo contienen músculos circulares y longitudinales.

CLASE POLYCHAETA. Gusanos marinos; crecimientos carnosos, o parapodos se extienden de los segmentos.
EJEMPLO: Poliqueto.

CLASE OLIGOCHAETA. Gusanos de agua dulce o terrestres, sin parapodos y pocas cerdas por segmento.
EJEMPLO: Lombriz de tierra.

CLASE ARCHIANNELIDA. Anélidos primitivos sin cerdas ni segmentación externa.
EJEMPLO: *Polygordius*.

CLASE HIRUDINEA. Anélidos aplanados sin cerdas ni parapodos, pero con chupadores en ambos extremos.
EJEMPLO: Sanguijuelas.

PHYLUM ONYCOPHORA. Animales raros tropicales, estructuralmente intermedios entre los anélidos y los artrópodos; tienen sistema excretor semejante a los de los anélidos y un sistema respiratorio semejante al de los insectos.
EJEMPLO: *Peripatus*.

PHYLUM ARTHROPODA. Animales segmentados con apéndices articuladas y un exoesqueleto duro de quitina. Cuerpo dividido en cabeza, tórax y abdomen.

PHYLUM ARTHROPODA (cont.)

CLASE TRILOBITA. Los trilobitas, artrópodos marinos primitivos que se originaron en el período Cámbrico y se extinguieron en el Pérmico. Cuerpos segmentados divididos por dos surcos longitudinales en tres lóbulos.

CLASE CRUSTACEA. En su mayor parte acuáticos. Respiran por medio de agallas, cabeza y tórax generalmente fundidos en un cefalotórax.
EJEMPLOS: Cangrejo de río, langosta, cangrejo, camarón, lapa.

CLASE CHILOPODA. Cuerpo aplanado que contiene de 15 a 170 o más segmentos. Cada segmento tiene un par de apéndices.
EJEMPLO: Ciempiés.

CLASE DIPLOPODA. Cuerpo más o menos cilíndrico compuesto de 25 a 100 o más segmentos; la mayor parte de sus segmentos tienen dos pares de apéndices.
EJEMPLO: Miriápodo.

CLASE ARACHNOIDEA. Cabeza y tórax unidos en un cefalotórax. Los adultos no tienen antenas; cuatro pares de miembros. Respiran por medio de pulmones en forma de libro o por tráqueas.
EJEMPLO: Arañas, escorpiones, pito, hormigas blancas.

CLASE INSECTA. Cabeza, tórax y abdomen separados; tres pares de extremidades, un par de antenas. Respiración externa por tráqueas. Los insectos son el grupo más grande de animales y en su mayor parte son terrestres. Hay unos 24 órdenes diferentes, de los cuales los siguientes son los más comunes:
Orden Orthóptera. Grillos y cucarachas.
Orden Isoptera. Hormigas blancas.
Orden Odonata. Libélula.
Orden Anopleura. Piojos chupadores.
Orden Hemíptera. Chinches verdaderas.
Orden Homóptera. Cigarras, pulgones, cochinillas.
Orden Coloéptera. Escarabajos, gorgojos.
Orden Lepidóptera. Mariposas, polillas.
Orden Díptera. Moscas, mosquitos, jején.
Orden Hymenóptera. Hormigas, avispas, abejas.

PHYLUM MOLLUSCA. Animales no segmentados, con cuerpos suaves, generalmente cubiertos por una concha y con un pie muscular ventral. Respiración por medio de agallas, protegidos por pliegues de la cavidad del cuerpo (el manto).

CLASE AMPHINEURA. Cuerpos alargados, cabeza reducida, concha compuesta de ocho placas.
EJEMPLOS: Quitones.

CLASE PELECYPODA. Concha bivalva, sin cabeza, ni ojos, ni tentáculos.
EJEMPLOS: Ostras, mejillón, almeja.

CLASE GASTROPODA. Con o sin concha en espiral. Cabeza, ojos definidos, a menudo tentáculos.
EJEMPLOS: Caracoles, babosas, buccino.

CLASE SCAPHOPODA. Marinos, cuerpo alargado; encerrados en una concha tubular abierta en ambos extremos. Sin agallas.
EJEMPLO: *Dentalium.*

CLASE CEPHALOPODA. Con tentáculos para agarrar, marinos.
EJEMPLOS: Calamar, octopo.

PHYLUM ECHINODERMATA. Formas marinas, simetría radial en los adultos; simetría bilateral en la larva. La piel contiene placas que tienen espinas calcáreas. Sistema vascular acuoso característico. Respiración por agallas en la piel, o proyecciones del tubo digestivo.

CLASE ASTEROIDEA. El cuerpo es un disco central con amplios brazos (generalmente 5) que contiene una doble fila de pies tubulosos.
EJEMPLO: Estrella de mar.

CLASE OPHIUROIDEA. El cuerpo es un disco central del cual se extienden brazos delgados.
EJEMPLO: Ofiuros.

CLASE ECHINOIDEA. Animales ovales, esféricos o aplanados con muchas espinas largas. Pies tubulares con chupadores.
EJEMPLO: Erizo de mar.

CLASE HOLOTHUROIDEA. Equinodermos de cuerpos alargados, ovoides, suaves, generalmente con un anillo de tentáculos alrededor de la boca.
EJEMPLO: Cohombros de mar.

CLASE CRINOIDEA. El cuerpo tiene forma de copa y está adherido por un tallo al sustrato. En su mayor parte fósiles, solamente unas pocas especies vivientes.
EJEMPLOS: Lirios de mar, estrellas plumosas.

PHYLUM CHORDATA. Simetría bilateral, animales con notocorda, aberturas de las agallas en la faringe, y un tubo neural dorsal y hueco.

Subphylum Hemichordata. Marinos, en forma de gusanos que parecen equinodermos larvales en desarrollo. Cuerpo en tres regiones, con proboscis, collar y tronco.
EJEMPLO: Saccoglossus.

Subphylum Urochordata. Animales marinos con cuerpo en forma de saco cuando son adultos. Los adultos nadan libremente o se adhieren a menudo formando colonias. Las larvas tienen vida libre, con notocorda en la región de la cola.
EJEMPLO: Tunicados.

Subphylum Cephalochordata. Animales marinos con cuerpo en forma de pez, segmentados y alargados. Excavan en la arena e ingieren alimentos moviendo las cilias del extremo anterior. Notocorda completa.
EJEMPLOS: *Amphioxus*, lancetas.

Subphylum Vertebrata. Animales con cabeza definida, huesos en las vértebras, encéfalo bien desarrollado y, generalmente, dos pares de miembros. Corazón ventral y un par de ojos bien desarrollados.

CLASE AGNATHA. Vertebrados sin mandíbulas ni aletas pareadas.
EJEMPLO: Lamprea.

CLASE PLACODERMI. Los peces mandibulados más primitivos, conocidos solamente como fósiles.
EJEMPLOS: Tiburones de piel espinosa.

CLASE CHONDRICHTHYES. Peces con esqueleto cartilaginoso y escamas de dentina y esmalte en la piel.
EJEMPLOS: Tiburones, rayas.

CLASE OSTEICHTHYES. Peces óseos.
EJEMPLOS: Esturión, salmón, perca.

Phylum Chordata (cont.)

CLASE AMPHIBIA. Formas de agua dulce o terrestres; agallas presentes en algunos estados; piel pegajosa y miembros sin garras; la piel no tiene escamas.
EJEMPLOS: Ranas, sapos, salamandras.

CLASE REPTILIA. Cuerpo cubierto con escamas derivadas de la epidermis. Respiran por medio de pulmones y tienen un corazón con tres o cuatro cavidades. Los huevos relativamente grandes: ovíparos u ovovivíparos.
EJEMPLOS: Culebras, salamandras, cocodrilos, tortugas, etc.

CLASE AVES. Animales de sangre caliente, piel cubierta con plumas. Los especímenes presentes hoy en día no tienen dientes pero los primitivos tenían dientes de reptiles. Miembros anteriores modificados en alas. Corazón con cuatro cavidades y huesos huecos.
EJEMPLOS: Todos los pájaros.

CLASE MAMMALIA. Animales de sangre caliente, piel cubierta con pelo. Hembras con glándulas mamarias que secretan leche para nutrir a los jóvenes.

Subclase Prothotheria. Formas primitivas que ponían huevos. En su mayor parte extintos.
EJEMPLO: *Platypus*.

Subclase Metatheria. Animales con marsupias. Los jóvenes nacen en un estado muy inmaduro. El desarrollo se completa en una bolsa en el abdomen de la madre (marsupia).
EJEMPLOS: Canguros, zarigüeya, marsupiales.

Sublcase Eutheria. Mamíferos placentarios. Los jóvenes se desarrollan dentro del útero de la madre, obteniendo materiales nutritivos a través de la plancenta.

Orden Insectívora. Animales primitivos que se alimentan de insectos.
EJEMPLOS: Topos, musarañas.

Orden Chiróptera. Mamíferos que vuelan.
EJEMPLO: Murciélagos.

Orden Carnívora. Dientes afilados, en forma de cúspide, para comer carne, garras generalmente presentes.
EJEMPLOS: Osos, mapache, perros, gatos, comadreja, visón, nutria, mofeta.

Orden Rodentia. Mamíferos con dientes incisivos para roer.
EJEMPLOS: Ardilla, marmota, ratón.

Orden Cetácea. Mamíferos marinos con aletas que reemplazan a las extremidades.
EJEMPLOS: Ballena, delfín.

Orden Lagomorpha. Animales parecidos a los roedores con extremidades anteriores muy desarrolladas para saltar.
EJEMPLOS: Conejos, liebres.

Orden Ungulata. Mamíferos con cascos, vegetarianos con molares grandes para masticar. Divididos en los que tienen dedos pares y dedos impares.
EJEMPLOS: Caballo, tapir, rinoceronte (dedos impares), bisonte, chivo, carnero, oveja, ciervo, cerdo, hipopótamo, camello, llama, antílope (dedos pares).

Orden Proboscidea. Labio superior y nariz alargada para formar un largo tronco prensil, dientes incisivos formando colmillos.
EJEMPLO: Elefantes.

Orden Sirenia. Mamíferos acuáticos, con miembros anteriores en forma de aletas y sin miembros posteriores. Cuerpo en forma de ballena, cola horizontal y una región definida en el cuello.
EJEMPLO: La vaca de mar.

Orden Primates. Mamíferos erectos o parcialmente erectos, con miembros anteriores altamente modificados para agarrar. Muy inteligentes, con áreas cerebrales bastante agrandadas en la masa encefálica.
EJEMPLOS: Monos, gorila, chimpancé, orangután, gibón, hombre.

GLOSARIO

GLOSARIO

absorción El paso del alimento a lo largo de las paredes del tubo digestivo para su transporte a otras partes del cuerpo.

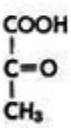
«Acetabularia» Alga marina unicelular compuesta de tallo y una gorra en forma de paraguas.

acción refleja Una reacción física o química a un estímulo dado, no necesariamente bajo el control voluntario.

ácido giberélico Agente activo, extraído del hongo *Giberella*, que puede causar hiperalargamiento del tallo en ciertos tipos de plantas. Se conocen muchas variaciones estructurales del ácido giberélico y se llaman, colectivamente, las giberelinas.

ácido graso Una molécula compuesta de largas cadenas de hidrocarburos con un grupo acídico terminal (COOH).

ácido pirúvico El producto final de la glicólisis, con la fórmula siguiente,



ácido ribonucleico (RNA) Una molécula compleja de una sola cadena y que está formada de nucleótidos repetidos. Se conocen por lo menos tres tipos de RNA, todos ellos están relacionados con la transcripción del código genético en una estructura molecular proteica. El RNA mensajero lleva el código genético con el orden de los aminoácidos, desde el DNA a los ribosomas; el RNA soluble o transfer (del cual hay un tipo determinado para cada aminoácido) lleva cada aminoácido hasta los ribosomas en donde se incorporan en las proteínas en un sitio específico de la proteína; el RNA ribosomal se encuentra solamente en los ribosomas y su función no es todavía muy conocida.

ácido 3-indol acético (IAA) Una hormona vegetal. La más común de las auxinas. A menudo se llama sencillamente auxina (para la fórmula estructural, véase la pág. 217).

ácido úrico Una forma de purina, encontrada en muchos organismos como producto de desecho del metabolismo del amoníaco. El ácido úrico es altamente insoluble y sus cristales no tóxicos se pueden conservar en el organismo hasta que sea posible la excreción. Los organismos como las aves y reptiles excretan directamente ácido úrico. Los mamíferos lo convierten en la urea que es soluble.

adaptación Cualquier cambio en una estructura o función del organismo que le permite encajar mejor en las condiciones del ambiente.

adaptación temporal Cambios específicos, que aparecen a lo largo del período de la vida de un solo organismo y que no se transmite a la siguiente generación.

adhesión La tendencia de las moléculas de sustancias diferentes a permanecer juntas.

adrenalina *Ver* epinefrina.

aeróbico Un organismo que necesita oxígeno para llevar a cabo el proceso de respiración.

aglutinación El proceso de agrupación de cuerpos como las células del sistema sanguíneo. La aglutinación sólo ocurre en el cuerpo bajo condiciones anormales, como por ejemplo, cuando se hace transfusión de un tipo extraño de suero sanguíneo. El suero extraño contiene proteínas que se adhieren a la superficie de varios glóbulos rojos, uniendo los unos a los otros. El mismo proceso se puede producir en un tubo de ensayo con una variedad de sustancias.

aislamiento geográfico La división física de una población original en grupos separados geográficamente. La divergencia y especiación generalmente siguen a este aislamiento.

alantoides En los embriones de las aves y los reptiles, una membrana extraembrionaria para almacenar productos nitrogenados de desecho sólidos y no difusivos.

alas vestigiales El efecto de una mutación de un gene o de un grupo de genes que controlan el desarrollo de las alas en la *Drosophila*, produciendo alas rudimentarias e inútiles.

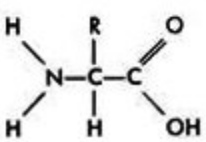
alelos Genes que ocupan locus similares en cromosomas homólogos pero que llevan factores hereditarios que contrastan. También dos o más genes capaces de mutar el uno en el otro.

alternancia de generaciones Una característica del ciclo de vida de ciertas plantas en el cual una generación sexual alterna con una generación asexual.

alvéolo Un saco para aire en los pulmones, tiene paredes delgadas y está rodeado por vasos sanguíneos; los centenares de miles de alvéolos en cada pulmón sirven como el mayor medio para el intercambio de gases en el cuerpo de los mamíferos.

«Amiba» Un organismo unicelular en forma irregular que se mueve extendiéndo temporalmente parte de su masa en forma de brazos llamados pseudópodos.

aminoácido La unidad estructural básica de las proteínas, que tienen esta fórmula general:



El nombre «aminoácido» se deriva del hecho de que un grupo aminobásico ($—NH_2$) y un grupo carbóxilo ácido (—COOH) se adhieren al mismo esqueleto de carbonos. El grupo R varía de un aminoácido a otro, causando las diferencias que exhiben los diferentes aminoácidos.

amnios Una membrana extraembrionaria que rodea el embrión y contiene un fluido acuoso que impide los daños por choque o adhesión a la cáscara.

amoníaco Un producto de desecho de la deaminación, altamente tóxico y soluble. En animales acuáticos, el amoniaco sale casi continuamente del cuerpo, de tal manera que sólo permanecen dentro bajas concentraciones que no son peligrosas. En los animales terrestres, el amoniaco se convierte en otros materiales que se pueden conservar sin peligro en el cuerpo hasta que la excreción sea posible.

amplitud La distribución de un grupo de valores numéricos que describe los valores presentes especialmente los más bajos y los más altos.

anaeróbico Un organismo que puede llevar a cabo la respiración en la ausencia de oxígeno. Se pueden distinguir dos tipos de anaerobios: facultativos y obligados. Los anaerobios facultativos respiran aeróbicamente o anaeróbicamente, dependiendo de las condiciones del ambiente (las levaduras por ejemplo). Los anaerobios obligados solamente pueden respirar anaeróbicamente, sin importar que haya oxígeno en el ambiente.

anafase La fase de mitosis caracterizada por la separación y el movimiento de cromosomas homólogos hacia los polos opuestos en las células que se dividen.

análisis estadístico El uso de las matemáticas para determinar si la desviación de un patrón, como lo pronostica una hipótesis, es significativo.

análogo Término aplicado a las partes del cuerpo que son similares en función pero no en estructura. Por ejemplo, las alas de un pájaro y las alas de una abeja.

angiosperma Planta que florece y posee óvulos dentro del ovario el cual es un órgano cerrado. Durante el desarrollo de la planta, el ovario se convierte en semilla.

anillo anual El depósito de xilema (células muertas) de una estación de crecimiento. Las células muertas de xilema permanecen de un año a otro, dando a los tallos de las plantas leñosas en una sección transversal su patrón de círculos concéntricos (anillos anuales).

anteridio El órgano productor de gametos masculinos de la generación gametofítica en las plantas inferiores (algunas algas, los musgos y los helechos).

arquegonio El órgano productor de gametos femeninos del gametofito en todas las plantas. Muy prominente en gametofitos de musgos, helechos y sus parientes.

arquenterón (gastrocele) En Embriología, el interior hueco del estado de gástrula, formando el intestino primitivo.

aster La fuente de prolongaciones radiantes en forma de fibras en el citoplasma de células que se dividen.

ATP *Ver* trifosfato de adenosina.

autorradiografía (radioautografía) Un proceso mediante el cual se determina la localización de materiales radioactivos por el uso de una placa fotográfica. Cuando una emisión radioactiva (como un electrón) incide sobre una placa fotográfica, produce una exposición. Cuanto mayor sea el número de partículas, «más clara» será la exposición. En Biología, este proceso es especialmente útil para seguir las sustancias dentro de un organismo. El organismo se alimenta o se inyecta con la sustancia que contiene átomos radioactivos. Se exponen partes del organismo a la placa (una sección del tejido del hígado o una hoja). Los puntos claros en la placa fotográfica revelan la distribución de la sustancia radioactiva en el órgano o tejido bajo observación.

autorradiograma (radioautograma) La figura producida por la exposición de una emulsión fotográfica a partículas radioactivas.

autotropo Un organismo que puede generar su propio almacenamiento de alimento a partir de elementos orgánicos e inorgánicos simples (por ejemplo, las plantas verdes).

auxina El nombre dado a todo un grupo de sustancias reguladoras del crecimiento en las plantas. Hay un gran número de diferentes moléculas que sirven como auxinas, pero todas tienen en común la presencia de uno o dos anillos de carbonos. Las auxinas tienen profundos efectos en el alargamiento de las células vegetales y en otros fenómenos de crecimiento.

axón Un proceso de una célula nerviosa que lleva el impulso nervioso desde el cuerpo celular de la neurona.

azúcar simple Una molécula compuesta de azúcares únicas de cinco o seis carbonos.

bacterias fijadoras de nitrógeno Organismos bacteriales capaces de tomar nitrógeno libre de la atmósfera y convertirlo en nitratos solubles. Estos nitratos pueden ser entonces utilizados por las plantas.

bacteriófago (fago) Un virus que ataca las bacterias. El fago infectante hace que la bacteria produzca una nueva generación de fagos; la bacteria se destruye durante el proceso.

barrera de energía La cantidad de energía que debe ganar una partícula no estimulada para excitarse y entrar en una reacción química.

biogénesis La teoría de que todos los seres vivientes deben derivarse de otros seres vivientes.

blastocele La cavidad dentro del estado de blástula en un embrión.

blastómeros Las células que forman la blástula.

blastóporo La abertura del arquenterón hacia el exterior en el estado de gástrula.

blástula Estructura formada durante la primera fase identificable del desarrollo embrionario. Estructura en forma de bola, hueca y con una sola capa. La blástula tiene el mismo tamaño del cigote original, pero es el resultado de una múltiple división celular.

cadena alimenticia La transferencia de energía por el rompimiento de alimentos, comenzando con la síntesis independiente de material nutritivo por parte de las plantas verdes (fotosíntesis).

cadena respiratoria Una serie de moléculas complejas (incluyendo los citocromos) capaces de oxidación y reducción. Esta cadena acepta electrones de coenzimas reducidas en el ciclo de Krebs y pasa los electrones a lo largo de la cadena, sacando pequeñas cantidades de energía en puntos específicos.

caloría La cantidad de calor necesario para elevar la temperatura de un gramo de agua de 14,5° a 15,5° C.

cámara lúcida Un instrumento, utilizado generalmente en conjunto con un microscopio, el cual, por medio de espejos o de un prisma, proyecta la imagen de un objeto sobre una superficie plana. En Biología, se usa sobre todo para hacer dibujos de objetos que se ven por el microscopio.

cambium Una capa de células meristemáticas localizada entre el xilema y el floema que se encarga de aumentar el diámetro de los tallos y de las raíces por la producción de xilema y floema secundarios.

cambium de corcho Una capa especial delgada de tejido meristemático que produce la región del corcho en los tallos y raíces de las plantas leñosas.

capas germinales primitivas Las primeras áreas distinguibles dentro del embrión en desarrollo, es decir, el ectodermo, el mesodermo y el endodermo. Estas áreas dan origen a tejidos y órganos del organismo adulto.

capilaridad Un efecto de las propiedades cohesivas y adhesivas del agua, por medio del cual se puede elevar una columna de agua en un tubo muy delgado.

carnívoro Un organismo cuya alimentación consiste de carne. Generalmente este organismo presenta adaptaciones estructurales para comer carne, como son las garras y los dientes bien desarrollados.

carotenoides Pigmentos de varios colores que se encuentran en íntima asociación con la clorofila en las plantas verdes, y se cree que son accesorios a los procesos fotosintéticos.

catastrofismo Una idea de fines del siglo XVIII y principios del XIX, que explica los cambios en la flora y fauna, indicados por los registros fósiles. De acuerdo con esta idea, de tiempo en tiempo, grandes catástrofes destruyeron toda la vida sobre la Tierra, y después de cada cataclismo, una nueva creación especial pobló la Tierra con nuevas formas de vida.

cavidad torácica La cavidad del pecho, que contiene el corazón y los pulmones, encerrados por las costillas y el diafragma.

célula Una masa discreta de material viviente rodeada por una membrana. La unidad estructural básica de la vida.

células acompañantes Células nucleadas localizadas adyacentemente a los tubos cribosos en el tejido del floema de las plantas. Se piensa que controlan las células que forman el tubo.

células de guarda Células que rodean los estomas en las hojas y sirven para regular el tamaño de la abertura.

células epiteliales glandulares Células de un epitelio columnar especializado para secreción, como en el caso del mucus o de las células secretoras de cera.

celulasa Una enzima bacterial capaz de romper celulosa en sus componentes monosacáridos.

celulosa Un polisacárido grande e insoluble, formado por la unión de moléculas de glucosa con enlaces β. La celulosa es el complemento mayor de las paredes celulares de la planta.

centriolo Una estructura citoplásmica pequeña, que se tiñe intensamente y que presenta un complejo de microtúbulos de 9+2, característico de las cilias. Se cree que el centriolo juega un papel importante en la división celular; sin embargo, muchas plantas superiores, que no tienen centriolos, también se dividen.

cerebelo Una región del encéfalo que recibe y selecciona todos los impulsos que se originan en el cerebro. Después los envía a los músculos apropiados en el tiempo apropiado para llevar a cabo una respuesta muscular ordenada.

cerebro Una masa de neuronas de asociación en la parte anterior de la masa encefálica que recibe el estímulo sensorial y lo traduce en la respuesta motora apropiada. El cerebro también conserva la información recogida mediante la actividad de los sentidos.

ciclo de Krebs (ciclo del ácido cítrico) Una serie de reacciones de oxidación del ácido pirúvico, en la cual se liberan grandes cantidades de energía. Los hidrógenos del ácido pirúvico proveen electrones para la cadena de transporte de electrones.

cigote La célula diploide, producto de la fertilización y formada por la unión de las células reproductoras (gametos), masculinas (espermatozoides) y femeninas (óvulos).

cilia Pequeñas estructuras de material viviente en forma de cabello que se proyectan desde la superficie de ciertos tipos de células. Todas las cilias de una célula dada se mueven en una forma rítmica. La estructura interna de una cilia está compuesta de microtúbulos organizados de una manera compleja de 9+2.

cilindro vascular Cilindro central de una raíz, separado de la corteza por la endodermis. El cilindro vascular contiene tanto xilema como floema.

citocromo Una molécula en la cadena respiratoria con la característica de estructura molecular de las porfirinas o de las hemoglobinas. En contraste con la hemoglobina, el átomo central de hierro en el citocromo se oxida y se reduce fácilmente. Esto permite que el citocromo pase electrones en la cadena de transporte de electrones.

citología El estudio de las células.

citoplasma Todo material celular viviente que está encerrado dentro de la membrana plasmática, excluyendo lo que está en el núcleo.

citoquinesis Cambios citológicos que generalmente ocurren sincrónicamente con la mitosis, por los cuales el citoplasma de una célula se divide para formar dos células.

citrulina Un compuesto intermedio en el proceso de formación de urea, resultante de la combinación de amoníaco, anhídrido carbónico y ornitina.

clivaje Las divisiones celulares dentro de la masa del embrión en desarrollo. Cada clivaje dobla, aproximadamente, el número de células.

clorofila Una molécula basada en la misma estructura de anillo (porfirina) que la hemoglobina, pero con magnesio en lugar de un átomo central de hierro. La clorofila se encuentra en todas las plantas verdes, y les da su color. La molécula funciona en fotosíntesis por absorción de una longitud de onda específica de la luz. Por lo tanto, provee la energía para la síntesis de carbohidratos. Ahora se sabe que la luz eleva los electrones de la molécula de clorofila a niveles de energía más altos. A medida que los electrones vuelven a su nivel original, a través de una serie de moléculas aceptoras, es general el ATP. Es el ATP el que sirve como una fuente directa de energía para la fotosíntesis. La clorofila es una de las pocas moléculas en el mundo viviente que puede capturar, en esta forma, la energía de la luz visible.

cloroplasto Un pequeño plastidio presente en las células de las plantas verdes. El cloroplasto contiene la clorofila, que es esencial para la actividad fotosintética de la planta.

código genético El orden linear de bases a lo largo de una molécula de DNA que a su vez determina el orden de aminoácidos en una cadena polipeptídica. El código mismo consiste de tripletas; cada código específico de tres bases indica un aminoácido. Se ha encontrado que hay más de una tripleta que puede codificar el mismo aminoácido; por lo tanto, se usa el término «degenerado» cuando se hace referencia al código genético.

cofia El área protectora al final de la raíz, compuesta de muchas capas flojas de células organizadas.

cohesión La tendencia de moléculas de una sola sustancia a permanecer juntas.

coloración protectora Patrones de pigmentación superficial que se combinan con los del ambiente, permitiendo al organismo permanecer sin ser observado y por lo tanto, libre de depredadores.

competencia Batalla entre los organismos por las necesidades de la vida. Puede ser intraespecífica (entre miembros de la misma especie) o interespecífica (entre dos especies diferentes).

complejo de Golgi (cuerpo de Golgi) Un conjunto de vesículas aplanadas, de superficies suaves y paralelas, que se encuentran dentro del citoplasma. El complejo de Golgi parece funcionar en el aislamiento y transporte de moléculas fuera de la célula.

comunidad biótica Una agregación variada de organismos existentes en un ambiente común. La división de la labor o la competencia por alimentos pueden ser características internas de una comunidad biótica.

conjugación Una asociación física y un intercambio de materiales, que se lleva a cabo en ciertos organismos para reproducirse, por ejemplo, las algas verdes, *Spyrogyra* o los protozoarios, *Paramecium*.

contracción muscular El efecto neto de un cambio en la ultraestructura de muchas células musculares asociadas. El mecanismo a través del cual se llevan a cabo los movimientos.

corcho La capa protectora externa de plantas leñosas, formada de células muertas.

corión La membrana más externa que rodea al embrión en el desarrollo intrauterino.

corteza En plantas, el área de almacenamiento en la raíz y en el tallo. En los animales, el área externa de un órgano, por ejemplo, la región cortical del riñón o del cerebro.

crecimiento Aumento en tamaño de un organismo, debido al aumento en el número de células, aumento en el volumen de células ya presentes o ambas cosas.

crestas Proyecciones en la matriz central de una mitocondria, producidas por la invaginación repetida de la membrana mitocondrial interna, y que sirve para aumentar la superficie de la membrana dentro de la mitocondria.

cromátida Cada una de las cadenas individuales resultantes de la duplicación de los cromosomas, siempre y cuando que las dos cadenas estén todavía unidas en la región del centrómero.

cromatina Un material que se tiñe muchísimo y que se observa en forma de cadena dentro del núcleo. Contiene, en su mayor parte, nucleoproteína. Durante la división celular, la cromatina se condensa en estructuras visibles conocidas como cromosomas.

cromoplasto Un plastidio que contiene pigmentos que dan color a las flores y frutos de muchas plantas.

cromosoma Una estructura en forma de cadena, visible en todos los núcleos de todas las células vegetales y animales durante la división celular. Los cromosomas están formados en su mayor parte por proteínas y ácidos nucleicos, y se puede pensar que llevan genes, o unidades de información genética. El número de cromosomas por célula es generalmente constante para cada especie.

cromosomas homólogos El par de cromosomas estructuralmente similares dentro de una célula que llevan factores hereditarios que influyen sobre las mismas características.

cualitativo Lo que no puede expresarse en términos precisos o medibles.

cuantitativo Lo que se puede medir o dar en alguna forma definida y precisa (generalmente numérica).

cuantosoma Las estructuras membranosas individuales organizadas en columnas dentro del grano. Las moléculas de clorofila están organizadas en los cuantosomas.

curva de distribución normal Una curva en forma de campana, más o menos simétrica, con los valores más altos en el centro (promedio) y con los valores descendentes iguales a ambos lados; se llama también una curva normal.

cutina La secreción serosa de la capa epidermal de las hojas que forma la cutícula de las hojas.

dediferenciación La reversión de una célula de una condición de especialización a un estado embrionario no especializado.

degradación El proceso de rompimiento de moléculas complejas para formar moléculas simples, acompañado generalmente de liberación de energía.

deleción Pérdida de un segmento de un cromosoma durante el entrecruzamiento. El resultado es una cierta deficiencia fenotípica, en el organismo en desarrollo. Esta aberración puede brindar pistas importantes en el mapeo de loci genéticos.

dendrita Una prolongación del cuerpo de la célula nerviosa, que conduce el impulso nervioso hacia el cuerpo de la neurona.

deoxirribosa El azúcar de cinco carbones en el DNA (ácido nucleico del tipo deoxirribosa). (Para la fórmula molecular, ver la pág. 389.)

desaminación La eliminación por oxidación química del grupo amino (NH_2) de un aminoácido.

desperdicio radioactivo El descenso en masa de cierto elemento inestable por emisión de partículas elementales, continuando hasta que se obtiene una forma estable.

despolarizado La condición de una membrana cuando la distribución de iones cargados es aproximadamente la misma en ambos lados, de tal manera que el potencial a través de la membrana es cero.

desviación estándar Cálculo estadístico definido como la raíz cuadrada de la variancia (ver apéndice 2). Un medio para mostrar los límites dentro de los cuales deben estar todos las partidas de una distribución con relación al promedio.

deuda de oxígeno Cantidad de oxígeno necesaria para oxidar un exceso de ácido láctico acumulado en las células musculares durante el exceso de ejercicio.

diafragma Una delgada capa muscular en la base de la cavidad torácica. Los movimientos de este músculo controlan la entrada y salida del aire de los pulmones, alternando la presión de aire en la cavidad que rodea los pulmones.

diálisis El proceso mediante el cual los compuestos o sustancias en una solución heterogénea se separan por diferencias en sus velocidades de difusión a través de una membrana semipermeable. Si una solución de cloruro de sodio y de albúminá se coloca dentro de una bolsa de diálisis y se sumerje en agua, los iones de cloruro de sodio se difundirán hacia afuera más o menos 20 veces más rápido que los de albúmina. De este modo, después de un corto tiempo, la solución dentro de la bolsa de diálisis contendrá prácticamente proteína pura.

diatomea Un tipo de alga marina que vive dentro de una pequeña concha, que contiene silicón. Las diatomeas producen grandes cantidades de material orgánico cuando llevan a cabo la fotosíntesis con su pigmento pardo, la fucoxantina.

dicotiledónea (dicotiledóneas) Una de las dos clases de angiospermas. Las caractetísticas distintivas son: dos cotiledones (hojas alimenticias) en el embrión, venas en forma de red en las hojas, partes que florecen en dos, cuatro o cinco, haces fibrovasculares de un modo ordenado en los tallos.

diferenciación Los cambios estructurales o funcionales que ocurren en las células durante el desarrollo embrionario de un organismo.

digestión El rompimiento enzimático de alimentos de moléculas grandes en moléculas pequeñas capaces de entrar por un proceso de absorción en el torrente circulatorio y finalmente en las células. Los órganos importantes del sistema digestivo incluyen el estómago, el páncreas, la vesícula biliar y el intestino delgado.

diploide Término aplicado a la célula que contiene un par de cada tipo de cromosomas. Generalmente el número de cromosomas para un organismo dado es un número diploide, por ejemplo el hombre tiene 46 cromosomas (23 pares).

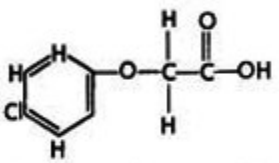
dispersión En estadística, la expresión de los valores que rodean el promedio.

división celular La división de una célula generadora en dos células hijas. Este proceso consta de dos fenómenos separados: división del citoplasma (citoquinesis) y la división del núcleo (mitosis). Los eventos de una mitosis nuclear siguen un patrón de cuatro fases: profase, metafase, anafase y telofase. Entre las divisiones celulares sucesivas, el núcleo está en una interfase.

división reduccional Una división durante la cual el número de cromosomas de una célula hija se reduce a la mitad. Esto se lleva a cabo por división nuclear simple, sin previa duplicación cromosómica.

dominante En genética, un término utilizado para referirse a un alelo que siempre se expresa a sí mismo en la condición heterozigótica.

2, 4-D (ácido 2, 4-diclorofenoxyacético) Una de las sustancias promotoras del crecimiento, pertenecientes a un grupo que se conoce como auxinas. Están compuestas de un solo anillo de carbonos y una cadena lateral. El 2, 4-D que se puede sintetizar artificialmente, actúa cómo un matemalezas, al estimular selectivamente el crecimiento rápido de las plantas con hojas anchas (la mayor parte de las malezas son de hojas anchas). El crecimiento es tan rápido que las plantas finalmente mueren.



duodeno La parte del intestino delgado más cercana a la válvula pilórica del estómago. Bajo la influencia del ácido clorhídrico del estómago, las células del duodeno secretan la secretina, que estimula la liberación de enzimas en el páncreas. Una gran parte del rompimiento enzimático de los alimentos ocurre en el duodeno, que en el hombre tiene aproximadamente 25,40 cm. de longitud.

ecología El estudio de la relación entre plantas y animales, o comunidades de plantas y animales y su ambiente.

ecosistema Todos los factores que interactúan, tanto físicos como biológicos, formando una comunidad biótica.

ectodermo La capa germinal más externa de un embrión, que da origen a la epidermis, al tubo neural y al epitelio que recubre el estromodeo y el proctodeo.

electroforesis Una técnica mediante la cual las moléculas orgánicas cargadas se pueden separar e identificar de acuerdo con sus movimientos característicos en un campo eléctrico. Especialmente útil para separar un aminoácido de otro o una base de otra en un hidrolizado de proteínas o ácidos nucleicos. Un aminoácido con dos regiones positivas (es decir, dos grupos NH_3+) se moverá más rápidamente hacia el polo negativo del aparato electroforético que uno que tiene un solo grupo positivo. En una forma similar, las moléculas cargadas positiva y negativamente se moverán en direcciones opuestas en un campo eléctrico, por consiguiente, con esta técnica ingeniosa se pueden separar una gran variedad de moléculas.

embriología Estudio del desarrollo estructural y funcional del organismo durante las primeras estapas de vida.

endergónica Término aplicado a las reacciones que producen un aumento en la energía total de los productos formados y por lo tanto, un almacenamiento de energía (como en la fotosíntesis).

endodermis Una capa de células que separan la corteza de la raíz del cilindro central (haz vascular) en las plantas.

endodermo La capa germinal más interna de un embrión, que da origen al epitelio del intestino.

esdosperma Material triploide que se desarrolla dentro del saco embrionario inmediatamente después de la fecundación en las plantas. Sirve como material nutritivo para el embrión en desarrollo.

energía de activación La cantidad de energía necesaria para iniciar una reacción exergónica.

energía potencial Energía capaz de la realización de un trabajo.

enlaces químicos Las fuerzas de atracción entre los átomos que los mantiene unidos en las moléculas. Se piensa que la formación de enlaces químicos se debe a la reorganización de nubes electrónicas.

entrecruzamiento Intercambio de segmentos de cromosomas entre cromatidas maternas y paternas durante la formación de tetradas.

enzima Una proteína cuya síntesis se controla y se dirige por un gen específico. Las enzimas actúan como catalizadores, dirigiendo prácticamente todas las reacciones químicas en el organismo.

epidermis La cubierta externa del cuerpo en los animales. Generalmente tiene muchas capas de grosor. La cubierta externa delgada (de una sola célula) en las plantas herbáceas que secreta una cutícula no celular.

epigénesis En Embriología, la idea de que un organismo entero se desarrolla de una masa original de material viviente no diferenciado.

epiglotis En mamíferos y otros vertebrados, una membrana carnosa en la pared ventral de la faringe capaz de bloquear el orificio de la tráquea durante la deglución, por ejemplo.

epinefrina (adrenalina) La hormona primaria de la médula suprarrenal. La epinefrina funciona en el estímulo cardíaco, la dilatación de los vasos sanguíneos que van a los músculos esqueléticos y constricción de los vasos que van a los órganos viscerales.

epitelio sensorial Células epiteliales especializadas en la recepción de estímulos. El revestimiento del epitelio olfativo es la parte responsable por el sentido del olor. Las células sensoriales del epitelio están en relación con el sistema nervioso central por medio de las fibras nerviosas.

equilibrio dinámico Un estado en el cual la concentración de reaccionantes y productos en una reacción química permanecen constantes aunque no necesariamente iguales.

equilibrio estático Un estado de balance en el cual no hay actividad.

equlibrio genético El mantenimiento de una generación a otra de una relación más o menos constante entre los diferentes alelos en un patrimonio genético. Esta idea está relacionada con la ley de Hardy-Weinberg.

eritrocito Red de glóbulos rojos. Los eritrocitos contienen hemoglobina (de allí su color rojo) y sirven como transportadores de oxígeno.

esfínter muscular Un músculo en forma de anillo que rodea a un órgano tubular o a una abertura delgada. Es capaz de contraerse.

esófago La estructura que lleva el material ingerido desde la boca directamente hasta el estómago.

especiación El proceso por el cual los efectos acumulados de las variaciones dentro de una población hace que el apareamiento entre dos organismos dados sea difícil o imposible.

especialización El cambio de capacidades de una célula. Al principio lleva a cabo un amplio rango de funciones y luego se concentra en una actividad particular o en un grupo de actividades.

especies Unidades más pequeñas de la clasificación taxonómica, que se refieren en su mayor parte a grupos de individuos capaces de parearse entre ellos mismos. Las especies se definen por criterios morfológicos, ecológicos, fisiológicos y bioquímicos.

espectrometría de masa Un proceso que selecciona corrientes de partículas cargadas eléctricamente de acuerdo con sus deferentes masas utilizando campos de reflexión. Un espectómetro de masa está generalmente formado por un largo tubo que genera un campo magnético. Partículas de masas variables se pasan a lo largo del tubo y el grado de deflección

por el campo magnético se graba en una placa fotográfica en el otro extremo. Dada la intensidad del campo y la cantidad de deflección, se pueden calcular las masas relativas de las partículas. Por espectrometría de masas se pueden descubrir los isótopos de varios elementos.

espermatogénesis El proceso por el cual se producen los gametos masculinos haploides a partir de espermatocitos primarios diploides.

espermatozoide La célula reproductora masculina que contiene un número haploide de cromosomas y producida por células germinales diploides por meiosis (división reduccional. El espermatozoide se divide en cabeza (que contiene los cromosomas) cuello y cola, que tiene muchas mitocondrias. Las mitocondrias producen la energía necesaria para la propulsión del espermatozoide. Los espermatozoides fertilizan el óvulo, produciendo el cigote diploide.

espiración Eliminación del aire de los pulmones.

esporangio Una estructura que produce esporos en las plantas. Los esporangios se encuentran más comúnmente en los helechos, hongos y organismos relacionados.

esporo Una célula de paredes gruesas capaz de sobrevivir en condiciones adversas en el ambiente. Se encuentran particularmente en bacterias, algas, musgos y helechos. En general, los esporos son células reproductoras que en una u otra forma dan origen a una nueva generación de organismos.

esporofito Fase diploide del ciclo de vida de los helechos, hongos y plantas que florecen. El esporofito crece del huevo fertilizado y produce esporos haploides que se desarrollan en gametofitos.

estigma Parte superior del pistilo sobre el cual aterriza el grano de polen durante los eventos que conducen a la fertilización.

estilo Región delgada del cuello del pistilo. Sobre el estilo está el estigma y tiene el ovario en su base. El tubo polínico debe formarse hacia abajo a lo largo del estilo para fertilizar el huevo dentro del ovario.

estímulo Cualquier cambio químico o físico en el ambiente que produce un cambio en la actividad por parte de un organismo (o porción de un organismo, por ejemplo, un tejido aislado).

estípula Una pequeña estructura localizada a ambos lados del tallo de la hoja, que protege la hoja joven antes de su desarrollo.

estoma Una abertura en la superficie de la hoja a través de la cual se lleva a cabo el intercambio de gases y la pérdida de agua. Las células de guarda controlan el tamaño de la abertura y por lo tanto regulan este intercambio.

excreción Eliminación de los productos de desecho de la actividad metabólica. En organismos superiores, la sangre baña cada célula y se lleva los productos de desecho. Los riñones, las glándulas sudoríparas, o los pulmones separan de la sangre los materiales de desecho.

exergónico Es el término aplicado a las reacciones químicas en las cuales el total de productos finales tiene menos energía que los reaccionantes. Por consiguiente, las reacciones exergónicas producen energía (como por ejemplo, la respiración).

exponente Un número entero escrito ligeramente hacia arriba y a la derecha de otro número para indicar cuántas veces se debe multiplicar éste número por sí mismo para dar la expresión, por ejemplo, X^2 es igual a $X \cdot X$, $4^3 = 4 \cdot 4 \cdot 4$.

extinto Desaparecido de la población del mundo. La extinción es el destino del menos adaptado en la lucha por la existencia.

extrapolación El cálculo de un valor más allá de una serie de valores. Se basa en las generalizaciones hechas observando los patrones de los valores dados.

factores dependientes de la densidad Factores dentro de ciertos individuos, que operan para limitar o reducir una población cuando alcanza un tamaño crítico. De esta manera la población, como un todo, puede sobrevivir.

fago *Ver* bacteriófago.

fagocito Una célula en el cuerpo capaz de englobar en su propio citoplasma partículas del medio que la rodea para el rompimiento enzimático (fagocitosis). Los fagocitos se encuentran en gran número en las paredes de los sinusoides de los nódulos linfáticos; destruyen bacterias que han entrado en el cuerpo y han sido tomadas por el sistema linfático. Tanto polimorfos como macrófagos son fagocitos en el hombre.

fase de aceleración negativa El período de descenso en la velocidad de crecimiento en una población, que le sigue al aumento exponencial que ocurre en la fase logarítmica.

fase de aceleración positiva La primera sección en una curva sigmoidea de crecimiento de una población, cuando el sistema descrito apenas comienza a aumentar.

fase de equilibrio La fase en donde se ha nivelado la velocidad de crecimiento en una población, de tal manera, que la aparición de células u organismos nuevos iguala la desaparición de los viejos.

fase logarítmica La fase de aumento más rápido en el tamaño de una población, es decir, el área de aumento exponencial de una curva sigmoidea.

fenotipo En genética, la apariencia externa de un organismo, en contraste con su constitución genética.

ferredoxina Una proteína rica en hierro que se encuentra en los organismos fotosintéticos. Este compuesto es capaz de aceptar iones hidrógeno libres y pasarlos a las reacciones reductoras en la síntesis de materiales nutritivos.

fertilidad diferencial Una medida del éxito de una variación heredada, en términos de sus efectos en la capacidad reproductiva de un organismo. Una variación que aumenta la capacidad reproductiva es considerada exitosa.

fertilización En reproducción sexual, la unión de gametos masculinos (espermatozoides) y femeninos (óvulos) para formar una célula diploide (cigote) capaz de desarrollarse en un nuevo organismo.

fertilizín Una sustancia que tiene carbohidratos y proteínas producida por el huevo y que es capaz de causar la aglutinación de los espermatozoides o la unión de los espermatozoides al huevo.

fibras del huso Prolongaciones en forma de fibra, formados durante la profase y que se extienden desde los ásteres. Las fibras del huso parecen funcionar en la determinación de la dirección seguida por los cromosomas que se separan en la anafase.

fisión Un método rápido y eficaz de reproducción que se encuentra en muchos microorganismos. Envuelve el rompimiento de una célula en dos, cada una de las cuales recibe un complemento genético completo.

fitocromos Pigmentos vegetales específicos capaces de absorción de la luz en dos distintas longitudes de onda. Se cree que los fitocromos son importantes en la respuesta fotoperiódica de las plantas.

floema Tejido vascular de las plantas que conduce alimentos a través de la planta, especialmente de las hojas y los tallos hacia áreas de almacenamiento en la raíz.

foramen ovalado Una abertura en el corazón del feto que permite que la sangre pase directamente del atrio derecho al izquierdo, eliminando el trayecto pulmonar.

fotoperiodicidad La respuesta de las plantas a la longitud del día en relación con su germinación y florecimiento.

fototropismo El crecimiento de una planta como respuesta al estímulo de la luz.

fronda Las hojas del helecho que crecen del rizoma por encima de la tierra.

fruto El ovario maduro de una flor, que ayuda en la dispersión de la semilla.

gameto Célula reproductiva masculina o femenina que contiene la mitad del número total de cromosomas (es decir, un número haploide) para cualquier especie dada. Estas células germinales se forman por el proceso de meiosis (división reduccional) de células diploides. La fusión de una célula sexual masculina y una femenina (fertilización) da origen a una forma diploide el cigote, que es capaz de desarrollarse en un nuevo individuo.

gametofito El pequeño estado haploide fotosintético en el ciclo de vida de una planta inferior como el moho y el helecho. El gametofito contiene órganos que producen gametos machos y hembras.

gastrina Una hormona secretada por las células de la pared del estómago, como respuesta a la presencia de alimentos en el estómago. La hormona estimula la secreción de jugo gástrico en el estómago para la ruptura de los materiales nutritivos presentes.

gástrula Estructura embrionaria formada en la gastrulación. Una estructura hueca como la blástula, pero compuesta, por lo menos, de dos capas germinales en lugar de una.

gastrulación El proceso de desarrollo embrionario que lleva la blástula a la siguiente estructura embrionaria: la gástrula.

gene Una parte del material hereditario localizado en el cromosoma. El término gene se usó primero por Johannsen para indicar algo en un gameto que determina alguna característica en un organismo. Ahora el concepto de gene se ha refinado hasta llegar a la idea de un solo gene como fuente de información para la síntesis de un solo polipéptido.

generación espontánea Un concepto de acuerdo con el cual los organismos vivientes se desarrollan de material no viviente.

genética a la deriva La condición en la cual un alelo se fija en una población. La variación genética es un factor importante solamente en muy pequeñas poblaciones de organismos.

genética de poblaciones La aplicación de los principios de genética a un número de organismos que se parean.

genotipo La constitución genética de un organismo, según se deduce de los datos obtenidos de cruces experimentales.

geotropismo El crecimiento de una planta como respuesta a la gravedad.

gimnospermas Las coníferas y especies relacionadas de plantas que tienen semillas desnudas (no encerradas completamente).

glándula suprarrenal Una glándula colocada en la superficie anterior del riñón. La médula suprarrenal secreta la hormona epinefrina (adrenalina).

glándulas salivales Tres pares de glándulas (parótidas, sublinguales, submaxilares) que se encuentran en la boca, las cuales secretan saliva como una respuesta refleja a la presencia de alimentos en la boca.

glicerol (glicerina) Un compuesto con la fórmula

$$\begin{array}{l} CH_2OH \\ | \\ CHOH \\ | \\ CH_2OH \end{array}$$

que se combina con los ácidos grasos para formar grasas.

glicólisis La etapa inicial de la respiración, que envuelve la rutprua de la glucosa hasta ácido pirúvico. En la respiración aeróbica, la glicólisis da ácido pirúvico para el ciclo de Krebs. En la respiración anaeróbica, el ácido pirúvico se convierte en ácido láctico (como en las bacterias y en las células musculares de organismos superiores), o en alcohol etílico (como en las levaduras).

glomérulo Una masa de capilares encerrados dentro de la cápsula de Bowman en el riñón. Esta estructura es responsable de la filtración de los materiales de desecho de la sangre circulante.

grana Amontonamiento de estructuras membranosas en capas localizadas dentro de un cloroplasto y que contienen el pigmento clorofila.

grupo ácido El grupo COOH que se encuentra en muchas moléculas orgánicas, especialmente aminoácidos y ácidos grasos. Los grupos ácidos se ionizan a un pH fisiológico (pH=7,4) para liberar un protón en la solución en la forma de un ion hidronio:

$$—COOH + H_2O \rightarrow —COO^- + H_3O^+ \text{ (hidronio)}.$$

Las propiedades ácidas del grupo son un resultado de su capacidad para liberar un protón en la solución.

grupo amino El grupo NH_2 que localizado en todos los aminoácidos les confiere ciertas propiedades básicas (aceptores de protones) a la molécula. El grupo amino es capaz de aceptar un protón de un ion hidronio en la siguiente reacción:

$$—NH_2 + H_3O^+ \text{ (hidronio)} \rightarrow —NH_3^+ + H_2O.$$

a pH fisiológico (es decir, pH=7,4), la mayoría de los grupos aminos están ionizados en la forma NH_3^+.

grupo control En una serie de experimentos, serían los organismos mantenidos bajo «condiciones normales» para servir como base de comparación en la evaluación de los cambios producidos por variaciones en las condiciones dentro del grupo experimental de organismos.

grupo experimental En un experimento, los organismos cuyo ambiente se altera de manera que se puedan estudiar sus respuestas.

habitat Los alrededores en los cuales reside un organismo. La «dirección» del organismo en la comunidad biológica.

haploide Una condición en la cual un organismo (o una sola célula) tiene solamente una copia de cada gene. La mayoría de los organismos superiores tienen dos copias (alelos) de genes para cualquier característica, y por lo tanto se llaman diploides. Sin embargo, muchos microorganismos, como las bacterias, **paramecium** y la mayoría de las algas son haploides durante la mayor parte de su período de vida.

haz fibrovascular Agrupaciones de unidades de tejido vascular. Los haces fibrovasculares contienen elementos del xilema y del floema, cambium y generalmente algo de tejido de soporte.

helechos con semillas Organismos extintos del período Devónico que dieron origen tanto a las coníferas como a las angiospermas.

heme Una estructura molecular compleja (un anillo porfirínico) en el cual el ion central es capaz de sufrir oxidaciones y reducciones repetidas. La estructura del heme es la base de muchas moléculas biológicas importantes como la hemoglobina, mioglobina y los cito cromos.

herbáceo Término aplicado a plantas que no contienen lignina dentro de sus paredes celulares. Estas plantas son menos fuertes que las plantas leñosas que contienen lignina.

herbívoro Un organismo cuya dieta consiste exclusivamente de vegetales.

heterogametos Los gametos, disimilares estructuralmente, capaces de fusionarse para formar un cigote. Esperma y óvulo son ejemplos de heterogametos.

heterogamia La condición en la cual los gametos se diferencian en dos formas distintas (generalmente macho y hembra).

heterotrofo Un organismo que depende de su ambiente para suplirse de materiales nutritivos para construir sus propios constituyentes orgánicos y también sus necesidades generales de energía.

heterozigote Término aplicado a la situación en la cual dos miembros de un par de genes localizados en cromosomas homólogos y que influencian una característica dada, son diferentes.

hidrólisis El rompimiento químico de moléculas más grandes en unidades más pequeñas por adición de agua.

hipotálamo La región del encéfalo por debajo del tálamo que controla ciertas funciones corporales vitales, predominantemente aquellas relacionadas con el sistema nervioso autónomo, por ejemplo, la temperatura del cuerpo.

hipótesis Una explicación tentativa, sugerida para explicar fenómenos observados.

hipótesis de Gause El principio de exclusión competitiva, que establece que dos especies con exigencias ecológicas similares no pueden vivir juntas exitosamente por un tiempo considerable, debido a su competencia en todas las exigencias básicas de la vida.

hipótesis de la tensión del tallo (tensión de transpiración) El concepto de que el movimiento ascendente del agua en las plantas se induce por un vacío creado cuando el agua se evapora de las hojas.

histograma Una representación gráfica de los datos estadísticos que muestra la distribución de frecuencia por medio de una serie de rectángulos. Una gráfica de barra es un ejemplo de un histograma.

histología El estudio de los tejidos.

homeóstasis El mantenimiento de un equilibrio dinámico entre los órganos y los sistemas que comprenden el medio interno de un organismo.

homólogo Término aplicado a las partes del cuerpo que son similares en estructura pero no necesariamente en función, por ejemplo, los brazos del hombre y los miembros anteriores de un caballo.

homozigote Término aplicado a la situación en la cual dos miembros de un par de genes localizados en cromosomas homólogos y que influyen sobre una característica determinada, son idénticos.

hormona Una sustancia química producida en pequeñas cantidades en una parte de un organismo y que afecta profundamente otra parte de ese organismo. Las hormonas son secretadas por glándulas endocrinas en el torrente sanguíneo. Químicamente, las hormonas pueden ser proteínas (insulina), esteroides (estrógeno) o pequeños metabolitos (tiroxina).

inclusión Cualquiera de un gran número de estructuras no vivientes que se encuentran dentro del citoplasma de una célula, por ejemplo, vacuolas.

inducción embrionaria o **embriológica** La habilidad de una de las capas germinales embrionarias para influenciar la diferenciación de otra capa germinal. De acuerdo con este concepto desarrollado por el embriólogo alemán Hans Spemann en los primeros años del

siglo xx, una sustancia organizadora (de naturaleza no específica) producida por una capa germinal tiene la capacidad de inducir el desarrollo de otro tejido alrededor de ella.

ingestión Acción de introducir los alimentos dentro de un organismo.

inmunología La ciencia teórica que se refiere a la capacidad que tienen los organismos para construir resistencia química dentro de sus cuerpos a varios tipos de sustancias externas (bacterias, virus, polen, etc.).

inserción Punto de adhesión de un músculo a un hueso cuyo movimiento es controlado por el músculo. Generalmente el extremo dista del músculo.

inspiración La toma de aire del exterior debida a una falta de balance de la presión de aire, creada por una expansión de la cavidad torácica.

interfase La fase individual más larga de la mitosis, a menudo considerada como la fase de descanso entre dos divisiones celulares activas, durante la cual se está duplicando el material genético de las células.

interpolación Colocación en una gráfica de un valor entre dos valores dados.

inversión El proceso de una ruptura y reunión de un segmento cromosómico de tal manera que todo el segmento roto de un cromosoma se coloque en un orden inverso. Por tanto, si el orden de genes en un cromosoma normal se representara como *abcdefghi*, y ocurrieran dos rupturas, una entre *c* y *d* y otra entre *g* y *h*, el segmento medio *defg* podría voltearse y unirse en una dirección inversa, de tal manera que el orden de los genes en el cromosoma se leería: *abcgfedhi*. Esto constituiría una inversión.

invertebrados Organismos que forman los primeros 19 phyla animales, caracterizados por falta de un notocordio.

islotes de Langerhans Grupos de células en el páncreas que secretan insulina. La falta de función de los islotes causa la diabetes.

isogametos Dos gametos, que son morfológicamente iguales y capaces de unirse para formar un cigote. Los isogametos no se diferencian morfológicamente entre machos o hembras.

jerarquía La organización en la clasificación de grupos en orden descendente, en la cual los grupos más grandes contienen a los menores.

kilocaloría La cantidad de calor necesaria para elevar la temperatura de un kilogramo de agua de 14,5 a 15,5° C. La kilocaloría se usa para medir el metabolismo de los animales (ciclaje de energía).

larva La primera forma viviente libre de algunos organismos. En este estado los organismos comen muchísimo y almacenan alimento. Si sufren metamorfosis hacia la forma adulta, usan como una fuente de energía el alimento almacenado.

legumbres Una cierta clase de vegetales que tienen semillas en vainas (incluyendo guisantes y fríjoles). Las legumbres actúan como huéspedes para bacterias fijadoras de nitrógeno.

leñoso Término aplicado a las plantas que además de la celulosa de sus paredes celulares contienen un compuesto endurecedor, la lignina.

leucocito Un glóbulo blanco sanguíneo.

leucoplasto Un plastidio sin color. Se piensa que sirve como centro citoplásmico para conservar ciertos materiales, como almidón.

ley biogenética Una teoría del siglo xx propuesta por Fritz Muller y Ernst Haeckel. Esta teoría sostiene que las etapas del desarrollo embriológico de un organismo dado repiten los estados de desarrollo que ha sufrido su raza en un largo período de tiempo. Esta ley se establece a menudo como la «Ontogenia es la recapitulación de la Filogenia». De acuerdo

con el punto de vista actual se considera que la ley biogenética tiene muy poca validez, si es que tiene alguna.

ligamiento Eslabonamiento de dos o más genes en el mismo cromosoma, de tal manera que las dos características se pasan juntas de padres a descendientes.

lignina Una sustancia depositada con la celulosa en las paredes celulares de las plantas leñosas, y que da más fuerza a estas paredes.

linfa Un fluido sin color que se mueve libremente a lo largo de la mayor parte del cuerpo. Contribuye al mantenimiento de un balance osmótico apropiado, funciona en el control de enfermedades, y sirve como un gran medio de circulación de lípidos.

líquido cefalorraquídeo Un fluido que lubrica la masa encefálica y la médula espinal. El fluido contiene sales minerales y pequeñas cantidades de proteínas y azúcares y puede estar relacionado con la nutrición del sistema nervioso.

lisinas Una clase de sustancias producidas por los espermatozoides para disolver las membranas protectoras de los óvulos y permitir la entrada de los espermatozoides a fertilizar el óvulo.

lisis Rompimiento químico de una célula, generalmente bajo la influencia de enzimas liberadas por la ruptura de lisosomas, o por la reproducción de virus dentro de la célula.

lisosoma Una estructura en forma de saco que contiene enzimas que catalizan el rompimiento de grasas, proteínas y ácidos nucleicos. Las membranas de los lisosomas impiden que la célula sea digerida por sus propias enzimas (autolisis). Los lisosomas también sirven como mecanismos de defensa, ingiriendo y digiriendo agentes tóxicos extraños dentro de la célula.

logaritmo La potencia a la cual debe elevarse un número dado (la base) de manera que iguale un cierto número. Diez es el número básico que se usa más. El logaritmo de 100 a la base 10 es 2. Esto se puede escribir: (a) $\text{logaritmo}_{10}\ 100 = 2$ o (b) $10^2 = 100$. El número base se da como un número entero antes del exponente.

lógica deductiva Un proceso en el cual se obtiene una conclusión procediendo de ejemplos generales y yendo hacia los específicos.

lógica inductiva Un proceso en el cual una conclusión se obtiene procediendo desde casos específicos hacia una generalización.

longitud de onda La distancia entre una posición dada en una onda y la misma posición en la siguiente onda. La longitud de onda a veces se simboliza por la letra griega lambda (λ).

macromolécula Una molécula grande formada por la repetición de muchas unidades pequeñas. La celulosa es una macromolécula construida de unidades β repetidas de glucosa.

mapeo En genética, la descripción del orden físico de los loci genéticos en un cromosoma dado. Se determina por la frecuencia de los entrecruzamientos de cromosomas. Cuanto más lejos estén los dos genes en el cromosoma, mayor será la probabilidad de que haya entrecruzamiento entre ellos; por lo tanto se pueden utilizar los porcentajes de entrecruzamiento para calcular las distancias relativas entre genes. Los mapas cromosómicos establecidos de esta manera se pueden correlacionar con estructuras cromosómicas reales, por una variedad de técnicas citológicas.

material Lo que tiene peso y ocupa espacio.

mecanicismo La teoría que sostiene que la vida de los organismos vivientes se puede explicar en términos de leyes físicas y químicas.

mecanismos de aislamiento Las diferencias introducidas por especiación y divergencia durante el aislamiento geográfico de dos poblaciones, que impide el interpareamiento si las dos poblaciones se juntan de nuevo. Estos mecanismos incluyen aislamiento estacional, aislamiento ecológico y aislamiento fisiológico y aislamiento de comportamiento.

mecanismos de retroacción Un mecanismo autorregulador dentro de todos los sistemas homeostáticos. Parte de lo que sale del sistema se devuelve al mismo sistema para regular la función y la salida futuras. Por ejemplo, en el sistema de horno termostático.

media luna gris Una región superficial en el huevo recién fertilizado de ranas y salamandras de cuya orientación se puede obtener la del embrión en desarrollo.

medio biótico La suma total de organismos vivientes con los cuales están en contacto una planta o un animal dados.

medio físico Todos los elementos que rodean un organismo, excluyendo otros organismos vivientes.

medio interno Las condiciones generadas dentro de un organismo por la función e interacción de células, tejidos, órganos y sistemas.

medio mínimo Un medio que contiene solamente aquellos elementos absolutamente esenciales para el crecimiento de un organismo en particular, y que el organismo no puede sintetizar por sí mismo. Generalmente, el medio mínimo contiene una fuente de carbohidratos, varias sales inorgánicas y algunas veces un factor de crecimiento como la biotina.

médula La porción central de una glándula o de un órgano.

médula espinal Una parte del sistema nervioso central que va a lo largo de un orificio central en las vértebras, y desde la cual emergen nervios periféricos pareados.

meiosis Un proceso de división celular sin duplicación de cromosomas, de tal manera que cada una de las células hijas, contiene la mitad de los cromosomas que tenía la célula madre (se dice que son haploides). La meiosis ocurre principalmente en la formación de gametos (en organismos que se reproducen sexualmente) o en la formación de esporos en organismos como los helechos o los musgos.

melanosis Cualquiera de los grupos de pigmentos negros o café oscuros que se presentan en la piel lo mismo que en otras partes del cuerpo.

membrana de fertilización Una membrana protectora que rodea al huevo una vez que ha sido fertilizado por un solo espermatozoide, y que impide el desarrollo de un embrión anormal como consecuencia de una fertilización múltiple.

membrana nuclear Membrana unitaria que separa la materia nuclear del citoplasma que la rodea. Esta no es una membrana continua debido a la presencia de los poros nucleares que constituyen los pasajes entre el núcleo y el citoplasma.

membrana plasmática Una lipoproteína de estructura definida que rodea y contiene el material viviente dentro de la célula. La membrana tiene tres capas: dos superficies proteicas externas y una porción interna de lípidos. La parte polar de cada molécula de lípido está asociada con la proteína superficial; mientras que la porción no polar apunta hacia la mitad de la estructura. El diámetro promedio de la membrana plasmática es de 75 angström.

membrana vacuolar Una estructura lipoproteica (membrana de unidad) que separa el contenido de una vacuola del citoplasma que la rodea.

meristemo Un área de rápida división celular. El meristemo puede ser una sola célula, como en los helechos, o puede incluir muchas células, como en las plantas que florecen. La mayoría de las plantas tienen meristemo en las raíces y en los tallos.

meristemo apical La región de crecimiento de una planta, localizada en el extremo de cada rama, en donde células nuevas se producen por rápida división celular.

mesodermo La tercera capa germinal, en un embrión, colocada entre el ectodermo y el endodermo y que da origen al tejido conjuntivo, músculos, sistema urogenital, sistema vascular y recubrimiento del celoma.

metabolismo La suma total de procesos químicos y físicos dentro de un organismo relacionados con la liberación de energía por la ruptura química de material nutritivo, y el uso de esta energía por las células para su propio trabajo.

metabolismo celular Todo el proceso mediante el cual los materiales alimenticios y los materiales estructurales se destruyen (catabolismo) y se reconstruyen (anabolismo) dentro de la célula.

metafase La fase de mitosis caracterizada por el alineamiento de los pares cromosómicos a lo largo de la placa ecuatorial de una célula.

metamorfosis El tipo de desarrollo en el cual el organismo existe en un estado intermedio de vida libre (larva) antes del cambio a una forma adulta. La metamorfosis también se refiere al cambio real de larva a adulto.

mitocondria Organoides citoplasmáticos de estructura característica que contiene las enzimas para el ciclo de Krebs, cadena repiratoria y ciclo de los ácidos grasos.

mitosis Serie de cambios dentro del núcleo celular por medio del cual se producen dos núcleos genéticamente idénticos.

modo En una serie de datos, la partida o grupo de partidas que aparecen más frecuentemente. Por ejemplo, cuando se agrupan todas las notas de una clase, el modo es la nota, o el grupo de notas, que han obtenido el mayor número de estudiantes.

mol El peso molecular gramo de una sustancia; el peso molecular de una sustancia; el peso molecular de una sustancia en gramos. Un mol tiene un número de partículas igual al número de Avogadro ($6{,}023 \times 10^{23}$).

monocotiledóneas Una de las dos clases de angiospermas. Las monocotiledóneas se identifican por una sola hoja nutritiva (cotiledón) en el embrión, venas paralelas en las hojas, partes de flores generalmente en tres o seis, y haces fibrovasculares esparcidos en el tallo.

músculo cardíaco El músculo del corazón, compuesto de células alargadas y estriadas, las cuales a menudo se ramifican y unen. Los núcleos en el músculo cardíaco están localizados centralmente.

músculo esquelético Los músculos dentro del cuerpo que mueven los apéndices. Puesto que las células de este tipo de músculo muestran estriaciones que corren a través de la célula, los músculos esqueléticos se llaman a menudo músculos estriados.

músculo liso Músculo compuesto de células alargadas sin estriaciones y que, por lo tanto, tienen una apariencia lisa bajo el microscopio. La contracción de los músculos lisos está bajo el control del sistema nervioso autónomo.

mutación Una variación estructural o funcional heredable, de una descendencia —en relación con sus padres—. Las mutaciones se deben a cambios en la estructura química del DNA, la molécula que lleva la información hereditaria. Una vez que ha ocurrido una mutación, se transmitirá igual a las futuras generaciones.

nefrón La unidad funcional del riñón, compuesta de un glomérulo, una cápsula de Bowman, y de los vasos sanguíneos asociados. Hay aproximadamente un millón de nefrones en cada riñón humano.

nervio vago El décimo nervio craneal que lleva fibras hacia un gran número de importantes órganos torácicos y abdominales. El vago inerva el corazón (disminuye su número de contracciones), los bronquios (constriñe los músculos en las paredes), el estómago, páncreas y duodeno (estimula la peristalsis y secreción) y el hígado (estimula la síntesis de glicógeno).

neurona Una de las células individuales que forma el sistema nervioso. Cada neurona tiene un cuerpo celular, compuesto de núcleo y del citoplasma que lo rodea y de los pro-

cesos que varían en longitud y número y que llevan los impulsos nerviosos de un lugar a otro.

neuronas de asociación Células nerviosas localizadas dentro del sistema nervioso central que conectan las neuronas sensoriales y las motoras.

neuronas motoras Las neuronas que llevan impulsos y producen una respuesta del cuerpo a un estímulo del ambiente.

neuronas sensoriales Las neuronas capaces de descubrir estímulos del medio y llevar estos estímulos a los centros apropiados para su interpretación y respuesta.

nicho La posición ecológica de un organismo —la «ocupación» del organismo dentro de la comunidad biológica.

no disyunción Falta de separación de un par de cromátides durante la metafase, creando un número anormal de cromosomas en ambas células hijas. Esto generalmente produce deformidades en la descendencia.

nódulo senoauricular Una masa especializada de tejido, en el atrio derecho del corazón, cerca de la entrada a la vena cava superior. Los impulsos al atrio se originan en el nódulo senoauricular y se extienden a través del atrio hasta el segundo nódulo, el auriculoventricular, localizado entre el atrio y los ventrículos. Este nódulo estimula entonces los ventrículos.

nódulo Engrosamientos en las raíces de ciertas plantas leguminosas que contienen bacterias fijadores de nitrógeno en una relación simbiótica con la planta.

nomenclatura binomial El sistema de dar nombres en taxonomía, introducido por Linneaus. Este sistema da al organismo tanto los nombres del género como los de la especie; por ejemplo, el hombre se clasifica como *Homo sapiens* (el género se escribe con mayúscula, la especie, no).

núcleo (celular) Un cuerpo que se encuentra en casi todas las células y que contiene la información hereditaria de las células y es el centro de control de las funciones celulares.

núcleoplasma El material viviente dentro del núcleo.

núcleos atómicos El área densa en la parte central de un átomo en donde están localizados todos los protones y neutrones.

nucleótido La molécula formada por la combinación de una purina o una pirimidina, un azúcar apropiado (ribosa o deoxirribosa), y un residuo fosfatado. Los nucleótidos son las unidades básicas de la estructura de los ácidos nucleicos.

número de Avogadro El número de átomos o moléculas en un peso atómico gramo o un peso molecular gramo: $6{,}023 \times 10^{23}$ partículas.

oogénesis El proceso por el cual se producen los gametos femeninos haploides (óvulos).

órgano Una unidad compuesta de varios tipos de tejidos agrupados para llevar a cabo la función necesaria. El hígado y la hoja de la planta son ejemplos de órganos.

órgano vestigial Una estructura en un estado degenerado que permanece en un organismo pero que tiene muy poca o ninguna función. El apéndice en el hombre es un ejemplo de órgano vestigial.

organoide Un pequeño cuerpo que aparece dentro de la masa celular, con una estructura característica y definida, aunque su función tal vez no sea claramente definida. Los organoides citoplásmicos incluyen mitocondrias, ribosomas, complejo de Golgi y el retículo endoplasmático.

origen El punto más fijo de adhesión de un músculo a la estructura esquelética. Es generalmente el punto de adhesión más próximo.

orina Un producto acuoso de desecho que contiene urea en solución. Las moléculas de urea se producen en el hígado a partir de los compuestos que contienen nitrógeno (en su

mayor parte ácido úrico). La urea que circula en la sangre, se filtra en los riñones y se conserva en la vejiga urinaria hasta su eliminación.

ornitina Un compuesto necesario en una fase de la conversión de amoníaco en urea. La ornitina es también un producto final del proceso de producción de urea.

ósmosis El paso de un solvente de una región de concentración mayor a una región de concentración menor a través de una membrana semipermeable.

ovario En las plantas, la porción basal del pistilo que encierra los óvulos. Los óvulos a su vez contienen esporos femeninos. Después de la fertilización, el ovario se convierte en la parte carnosa de la fruta, los óvulos se convierten en semillas. En un animal, el tejido germinal de la hembra que produce el huevo.

ovíparos Término aplicado a un organismo que pone huevos dentro de los cuales continúa su desarrollo el embrión por un período de tiempo, mientras que obtiene sus materiales nutritivos solamente de la yema del huevo.

ovovivíparo Término aplicado a organismos cuyo embrión se desarrolla dentro del cuerpo de la madre pero obtiene la mayoría o todos sus materiales nutritivos de la yema del huevo.

óvulo La célula reproductora femenina que contiene un número haploide de cromosomas, y se produce por meiosis de una célula germinal diploide (división reduccional). El óvulo es fertilizado por el espermatozoide, para producir el cigote.

oxidación Un tipo de reacción química que envuelve la extracción de electrones. Frecuentemente, pero no necesariamente, está envuelto el elemento oxígeno.

pared celular Una estructura rígida compuesta de celulosa que rodea las células vegetales.

partenogénesis El desarrollo de un huevo sin fertilizar (óvulo), en un individuo nuevo. La partenogénesis ocurre naturalmente en los óvulos de algunos organismos (como los áfidos, abejas y hormigas) pero se pueden inducir artificialmente en formas superiores (como la rana) por estímulo químico o físico de un óvulo.

patógeno Capaz de causar enfermedad.

patrimonio genético El complemento genético total de una población particular que encierra todos los alelos existentes en esa población en un tiempo dado sin importar sus proporciones. Este concepto brinda una manera de estudiar los posibles cambios genéticos que pueden ocurrir de una generación a otra en una población que se parea libremente. Si 100 organismos (que forman una población hipotética) tienen diez genes cada uno (con dos alelos para cada gene), entonces el patrimonio genético de esa población consistirá de 2.000 genes.

pecíolo El tallo de la hoja que sirve para sostener la hoja lo mismo que para transportar agua y minerales del tallo a la hoja, y productos de fotosíntesis de la hoja al tallo.

pelos radicales Unas estructuras que se proyectan de la capa superficial de las células en las regiones de maduración. Estas estrcuturas aumentan la capacidad de absorción de la raíz.

pericíclo Un cambium de la raíz. La primera capa (la capa más externa) de células del cilindro central, capaz de dar origen a raíces secundarias o ramificadas.

periostio La capa externa delgada de tejido conjuntivo que cubre un hueso.

peristaltismo Ondulaciones del canal digestivo que ayudan en el movimiento de los alimentos.

permeable diferencialmente *Ver* semipermeable.

pinocitosis El proceso por el cual se pueden tomar los materiales en el interior de una célula sin pasar a través de la membrana plasmática.

pirimidina Una base nitrogenada combinable en dos formas (citosina y timina) en el DNA y en dos formas (citosina y uracil) en el RNA. (Para la fórmula estructural, véase la página 389.)

pituitaria Una glándula de dos lóbulos por debajo del cerebro que sirve para secretar un gran número de hormonas proteicas. El lóbulo anterior produce hormonas tróficas (que controlan la actividad de otras glándulas endocrinas) lo mismo que ciertas otras hormonas que actúan directamente sobre otras funciones corporales. La neurohipófisis es la fuente de la hormona antidiurética (vasopresina) y la oxitocina.

placenta Una estructura creada por la fusión del corión con la pared del útero. Las funciones respiratorias, excretorias y nutritivas del feto se llevan a cabo por intercambio a través de esta estructura. La placenta también secreta hormonas que regulan ciertos aspectos del desarrollo. fetal. La presencia de placenta es característica de los mamíferos con excepción de los marsupiales.

plantas de día corto Plantas que florecen cuando se exponen a ciclos de luz y oscuridad en donde la fase de oscuridad tiene más de ocho horas y media.

plantas de días largos Plantas que florecen cuando se exponen a ciclos de luz y oscuridad en los cuales la fase oscura es menos de ocho horas y media.

plasma germinal El término desarrollado por August Weismann para describir la materia viviente de las células sexuales. Weismann visualizó el plasma germinal, como algo inmortal que posee continuidad con los plasmas germinales de los predecesores y de las generaciones sucesivas a través de procesos de reproducción sexual. El plasma germinal daba origen en cada generación a las células del cuerpo (somatoplasma), y a más células germinales. Los cambios en el somatoplasma no afectan el plasma germinal.

plastidios Pequeños cuerpos en la porción citoplásmica de una célula vegetal. Los plastidios se clasifican de acuerdo con su color.

polarizado Término aplicado a una membrana celular mediante la cual existe un potencial eléctrico, debido a una distribución desigual de iones cargados en ambos lados de la membrana.

polimorfismo Existencia dentro de una sola especie de miembros que muestran muchas diferencias anatómicas por ejemplo: zánganos, reina, trabajadoras, en la colonia de abejas.

polo animal La superficie de un huevo próxima al núcleo en donde la densidad de yema dentro del huevo es menor.

polo vegetal La superficie de un huevo opuesta al polo animal, sobre un eje que pasa a través del núcleo. La densidad de yema dentro del huevo es mayor en el polo vegetal.

potencial biótico El poder que tiene una población para aumentar su número bajo condiciones ideales en el ambiente.

potencial de reposo La diferencia normal del potencial (eléctrico), creada por una distribución iónica a través de la membrana celular. El término se aplica particularmente a las células nerviosas, en donde se refiere al potencial existente en la membrana de una célula sin estimular.

preformación La idea de que existe ya un individuo formado dentro del huevo y que en el desarrollo embriológico, este individuo en miniatura simplemente aumenta su tamaño.

presión parcial La presión ejercida por un gas dado dentro de una mezcla de gases. presión parcial de un gas:

$$A = \frac{\text{Volumen de gas A}}{\text{Volumen total}} \times \text{Presión total de la muestra completa.}$$

presión radical Presión osmótica de agua que se difunde desde el suelo hacia los pelos radicales.

primera ley de termodinámica Ninguna materia se pierde ni se gana durante las reacciones químicas ordinarias. Esta ley se puede establecer más exactamente como la ley de la conservación de la materia y de la energía: la suma total de materia y energía en el universo, permanece constante.

primordio de hoja Estructura dentro del botón terminal de una planta de la cual se desarrolla la hoja.

profase La primera fase visible de mitosis, marcada por la condensación de material cromosómico en los cromosomas y la desaparición de la membrana nuclear.

promedio El número que describe la suma total de un grupo de valores dividido por el número de valores en el grupo.

prosecretina La forma inactiva de la hormona secretina, que puede pasar a la forma activa por la acción del ácido clorhídrico diluido.

proteína Una molécula orgánica y compleja compuesta de aminoácidos unidos en orden específico por enlaces peptídicos. Las proteínas sirven tanto para funciones estructurales como enzimáticas.

pseudópodos Una extensión de citoplasma móvil en una amiba o en cualquier otro organismo unicelular que produce su forma irregular. En la amiba, los pseudópodos funcionan como un medio de locomoción y como estructuras que sirven para tomar alimentos del medio.

puente Un haz grueso de fibras nerviosas que conectan los hemisferios del cerebelo.

purina Un tipo de compuestos que contienen nitrógeno e incluyen el ácido úrico, la cafeína, la adenina y la guanina. Las dos últimas moléculas son particularmente importantes como componentes de los ácidos nucleicos. La estructura purínica consiste de dos anillos con átomos alternantes de carbono y nitrógeno (para la fórmula estructural, ver la p. 389).

quanta Los paquetes pequeños de energía en los cuales viaja la luz.

quimiotropismo: La respuesta en el crecimiento por parte de una planta, a una sustancia química.

quimo Material nutritivo parcialmente digerido que pasa del estómago al duodeno.

radiación adaptativa El desarrollo, por selección natural, de una variedad de tipos a partir de una especie ancestral única.

raíz fibrosa Una red bastante difusa de raíces bien organizadas para la absorción del agua cerca de la superficie de la tierra. Los sistemas fibrosos, característicos de los pastos, no penetran demasiado en el suelo.

raíz pibotante Un sistema de raíz compuesto principalmente de una raíz única que crece derecho hacia abajo.

reacción reversible Un sistema de reacciones en donde los productos y reaccionantes se interconvierten. Si una reacción química reversible se deja sola, ella obtiene un punto de equilibrio en donde las cantidades de reaccionantes que se convierten en producto y las cantidades de producto que se convierten en reaccionantes son iguales. Casi todas las reacciones químicas son hasta cierto punto reversibles.

recesivo En genética, un término que se refiere a la relativa falta de efecto fenotípico de un gen cuando está en presencia de su alelo dominante. Por lo tanto, se dice que el gen para ojos azules es recesivo al de ojos pardos en la población humana, porque cuando un

alelo de ojos azules y uno de ojos pardos están presentes en un individuo, la condición azul está oculta y el individuo tiene ojos pardos.

recombinación En genética la formación de nuevos genotipos (una combinación de genes no presente en ninguno de los padres) en la descendencia debido a la repartición independiente de genes y cromosomas durante la formación de gametos.

reducción Un tipo de reacción química que envuelve la ganancia de electrones.

reflejo condicionado Un patrón de comportamiento aprendido mediante la repetición de una secuencia de eventos.

región de crecimiento Región de la raíz, por detrás del área embrionaria, donde las células aumentan en longitud.

región de maduración El área dentro de una raíz joven (muchos cm. del extremo) en donde las células obtienen su tamaño normal y se especializan completamente.

región embrionaria Región de crecimiento en las raíces, localizada inmediatamente después de la cofia de la raíz, en donde nuevas células se producen por rápida división celular.

reproducción asexual Desarrollo de un nuevo organismo sin fusión de gametos. Esto puede ocurrir en plantas, ya sea por formación de esporos o por reproducción vegetativa. Algunos animales se pueden reproducir asexualmente por fisión o por gemación.

resistencia al medio Factores en el ambiente que se oponen o limitan el aumento en el número de una población dada.

respiración El proceso por el cual la energía de la glucosa y de otras moléculas alimenticias es capturada por las células en la forma de ATP.

respiración aeróbica Una serie de reacciones para la ruptura de la glucosa en la cual se necesita al final el elemento oxígeno.

respiración anaeróbica Una serie de reacciones que rompen las moléculas de combustible (glucosa) en ausencia de oxígeno.

respuesta Un cambio en el comportamiento por parte de un organismo (o tejido) como un resultado de algún cambio químico o físico en el ambiente.

retículo endoplasmático Una masa de membranas en el citoplasma de las células, continua en algunos lugares, con la membrana nuclear. El retículo endoplasmático puede servir para aumentar el área de una célula, y por lo tanto ayudar en el intercambio de materiales.

retroacción negativa Un mecanismo de autorregulación por el cual el cambio de un sistema en una dirección se convierte en un mandato para un cambio en la dirección opuesta. Un método que ayuda a mantener el equilibrio de los sistemas biológicos.

retroacción positiva Hablando biológicamente, un estado anormal en el cual un cambio de un sistema en una dirección sirve como una orden para continuar el cambio en la misma dirección. Esto puede crear una falta de balance fisiológico que lleva a la muerte de un organismo.

ribosomas Pequeñas partículas que se encuentran ya sea libres en el citoplasma o adheridas a la superficie externa del retículo endoplásmico. Los ribosomas contienen altas concentraciones de ácido ribonucleico (RNA), y son los centros de síntesis de proteínas.

rizoide Estructura pequeña en forma de raíz que se extiende del rizoma y que funciona para tomar minerales y agua. Se encuentra especialmente en musgos y helechos. Aunque no son raíces verdaderas, los rizoides llevan a cabo funciones similares.

rizoma Un tallo subterráneo, como el que se encuentra en helechos.

RNA mensajero (*m*RNA) Una cadena de RNA sintetizada en el núcleo de una célula teniendo una cadena de DNA como molde. El mRNA tiene, por lo tanto, un orden de bases directamente complementario al orden de las bases en la molécula del DNA. Después de su formación, el *m*RNA migra del núcleo hacia el citoplasma, en donde se asocia con los ribosomas.

RNA soluble (RNA transportador) Un tipo de RNA en el citoplasma, del cual hay por lo menos veinte variedades, una específica para cada aminoácido. Este tipo de RNA se une con su aminoácido específico y lo lleva al ribosoma durante la síntesis de proteínas.

RNA transportador *Ver* RNA soluble.

saco vitelino Una membrana extraembrionaria en muchos tipos de huevos. Su función es ofrecer gradualmente el material alimenticio de la yema al embrión en desarrollo.

sangre Tejido conjuntivo líquido compuesto de células vivas y de una matriz no viviente. La sangre lleva oxígeno, alimentos y productos de desecho a través del cuerpo.

secretina Una hormona secretada por las células del duodeno bajo el estímulo del ácido clorhídrico del estómago. La secretina, a su vez, hace que el páncreas secrete ciertas enzimas digestivas en el duodeno.

segregación (de alelos) La separación, durante gametogénesis, de factores pareados que influencian una sola condición.

semen Una secreción de los órganos reproductores masculinos, compuesta de espermatozoides y de secreciones de otras glándulas.

semipermeable (permeable diferencialmente) Término aplicado a una membrana que permite el paso de ciertas sustancias a través de ella mientras que impide el paso de otras.

sensorialidad Una medida de la reacción de la materia viviente a un estímulo dado.

sinapsis Un pequeño espacio que separa dos neuronas, y donde los impulsos nerviosos se transmiten del axón de la primera neurona a la dendrita de la segunda. Se piensa que la sinapsis funciona por medios químicos. También el proceso de pareamiento de cromosomas homólogos durante la meiosis.

síntesis El proceso mediante el cual se pueden construir moléculas más grandes a partir de moléculas más pequeñas o de átomos. La síntesis generalmente exige energía. En la síntesis de moléculas biológicas importantes como son las proteínas a partir de aminoácidos, los almidones a partir de azúcares simples, o las grasas a partir de ácidos grasos y glicerol, el proceso envuelve la formación de una molécula de agua entre cada dos unidades que se unen (síntesis de deshidratación).

síntesis de deshidratación Es la unión de pequeñas unidades (tales como aminoácidos y glucosa) en una molécula única mediante la eliminación de agua. Una de las unidades contribuye con el H+, la otra con el —OH.

sistema Una asociación de órganos independientes a través del cuerpo que realizan las funciones corporales. Algunos sistemas en animales superiores son el circulatorio, el digestivo, el muscular, el esquelético y el sistema excretorio.

sistema endocrino Todo el grupo de glándulas que secretan hormonas en el cuerpo.

sistema nervioso autónomo La porción del sistema nervioso central responsable de llevar a cabo los procesos vitales involuntarios. El sistema autónomo está formado por dos partes: el sistema simpático, responsable de integrar las diversas funciones del cuerpo durante la emergencia y el sistema parasimpático, que contrarresta los efectos del simpático. Ambos sistemas hasta cierto punto operan durante todo el tiempo, controlando funciones tales como el tamaño del diafragma del iris, la secreción salival, la velocidad del corazón, la peristalsis y las secreciones del estómago y del duodeno.

sistema nervioso central La parte del sistema nervioso que consta de la masa encefálica y la médula espinal.

sistema nervioso del gran simpático Porción del sistema nervioso central que se origina en la región torácica de la médula espinal y cuyas fibras pasan a través de una sinapsis antes de alcanzar sus centros de acción. Funcionalmente, los nervios del gran simpático preparan el cuerpo para los momentos de emergencia. Inervan el iris en los ojos (dilatación de la pupila), las glándulas salivales (inhiben la secreción), el corazón (aceleran los latidos), los bronquios (dilatan los tubos), el estómago, páncreas y duodeno (inhiben la peristalsis y secreción), las glándulas suprarrenales (estimulan la secreción de la adrenalina y noradrenalina), el hígado estimulan la conversión del glicógeno a glucosa) y la vejiga urinaria (inhiben la contracción). Como sustancias transmisoras la adrenalina y la noradrenalina son liberadas por la acción de los nervios de este sistema.

sistema nervioso parasimpático La porción del sistema nervioso central que se origina del encéfalo y la porción baja de la médula espinal (en la región de las vértebras lumbares), generalmente no pasa a través de ganglios. Actúa funcionalmente para contrarrestar los efectos del sistema nervioso simpático; es decir, devuelve al cuerpo la normalidad después de una emergencia. La sustancia transmisora liberada en las terminaciones nerviosas de las fibras parasimpáticas es la acetil-colina. El nervio vago (el décimo par craneal) es la prolongación parasimpática más prominente.

sistema nervioso periférico Todas las neuronas sensoriales y motoras.

sitio activo La porción física de una molécula enzimática en la cual se fija un sustrato dado. Cuando se bloquea el centro activo, la enzima no puede actuar.

somatoplasma El término utilizado por August Weismann para todas las células de un organismo con excepción de las células reproductoras (plasma germinal). En cada generación el somatoplasma se deriva del plasma germinal «inmortal».

sustrato La molécula sobre la cual actúa una enzima durante una reacción catalizada por enzimas.

tálamo Área de la masa encefálica por debajo del cerebro, que sirve como un centro de coordinación para los impulsos sensoriales que llegan.

tejido Un agregado de células similares que están unidas formando una estructura ordenada para llevar a cabo una misma función. Ejemplos: músculo, cartílago.

tejido conjuntivo Tejido compuesto de células aisladas incrustradas dentro de una matriz no viviente. El tejido conjuntivo da apoyo al organismo y hace que las diferentes partes permanezcan juntas. Son ejemplos de tejido conjuntivo, los huesos, los cartílagos y los ligamentos.

tejido epitelial Tejido de la cubierta superficial y de la cubierta interna del organismo animal. Por ejemplo, la cubierta del tubo digestivo o la cubierta de los pasajes de aire hacia los pulmones.

tejido meristemático Cualquier área de rápida división celular en la planta formando una verdadera región de crecimiento. Por ejemplo los extremos de las ramas y raíces o el meristemo lateral (el cambium).

telofase La fase final de la mitosis en la cual se divide el citoplasma de las células que se dividen y se forman dos células hijas.

tensión de transpiración *Ver* hipótesis de la tensión del tallo.

teoría de coacervación Una teoría del origen de la vida propuesta por A. I. Oparin, basada en la tendencia que tienen las proteínas de agregarse para formar una membrana simple. Esto se debe a la tensión superficial.

teoría del flogisto Una teoría sobre la combustión ampliamente aceptada en el siglo XVII, que sostiene que la sustancia flogisto está contenida en todos los cuerpos combustibles y la liberan estos cuerpos al arder. Esta teoría se mantuvo hasta la última parte del siglo XVIII, cuando el trabajo experimental de Black, Priestley y Lavoisier, entre otros, llevó a la formulación de la teoría de la combustión por el oxígeno.

teoría del mosaico Una idea que se ascribe más a menudo a Wilhelm Roux, que sostuvo que ciertas regiones del huevo estaban designadas a convertirse en partes específicas de un organismo.

teoría del quantum El modelo que sostiene que la luz está compuesta de pequeños paquetes de energía (quanta o fotones) que son producidos por cualquier emisor de luz y viajan intactos a través del espacio.

teoría ondulante de la luz El modelo que imagina que la luz demuestra todas las propiedades del movimiento de ondulación, análogo a las ondas en la superficie de un depósito de agua.

termodinámica La rama de la ciencia física que se relaciona con el calor, como una forma de energía. Se relaciona con problemas como intercambio de energía (medida siempre en relación con la ganancia o pérdida de un sistema) durante los procesos químicos o físicos.

testosterona Un andrógeno; una hormona producida en las células intersticiales de los testículos y que es responsable de los cambios característicos asociados con la pubertad.

tétrada La estructura de cuatro partes resultante de la duplicación de cada par de cromosomas homólogos.

trabajo Una medida indirecta de la energía necesaria para mover un material a una distancia dada.

translocación El movimiento de materiales de una parte a otra en la planta.

transmutación de especies La idea moderna de evolución que indica que en un período de tiempo largo se originan nuevas especies por la modificación de especies viejas.

transpiración La pérdida de agua a través de las hojas de una planta.

transporte activo El movimiento de moléculas contra un gradiente de concentraciones y con gasto de energía.

traqueidas Un tipo del tubo de xilema en el cual cada célula tiene una terminación puntiaguda y las terminaciones de muchas células se sobreponen para formar un tubo continuo. Las traqueidas están compuestas de células muertas.

trifosfato de adenosina (ATP) Una molécula que consta de una purina (adenosina), un azúcar (ribosa) y tres grupos de fosfato. Gran cantidad de energía para las funciones biológicas se almacena en los enlaces de alta energía que unen los grupos fosfato y se liberan cuando uno o dos de los fosfatos se separan de las moléculas de ATP. El compuesto resultante se llama difosfato de adenosina (ADP) o monofosfato de adenosina (AMP), respectivamente. (Para la fórmula molecular, ver la p. 139.)

tropismo Crecimiento de una planta como respuesta a un estímulo externo como la luz, los materiales químicos o la gravedad.

tubo criboso El tipo de floema más prominente. Una estructura tubular larga similar al xilema pero compuesta de células vivientes. Las células del tubo se conectan por perforaciones de la pared celular.

tubo de polen Una extensión del grano de polen a lo largo del estigma y el estilo hacia el ovario durante la reproducción de las plantas que florecen. El pronúcleo masculino viaja a través de este tubo y se descarga en el huevo maduro.

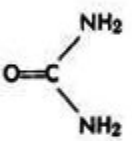
umbral El nivel mínimo de intensidad de un estímulo exigido para provocar una respuesta. Se aplica generalmente a músculos y nervios, pero también se aplica a algunos fenómenos como el comportamiento animal.

unidad, membrana de El modelo propuesto para la estructura de la membrana plasmática que consta de moléculas de fosfolípidos emparedadas entre capas de proteínas.

unidad motora La unidad mínima de contracción en un músculo, compuesta de todas las fibras musculares activadas por un solo nervio.

unión neuromuscular El punto en el cual la terminación nerviosa se pone en contacto con una fibra muscular.

urea Un producto de la conversión del amoníaco altamente soluble y formado principalmente en el hígado. Este material no es tóxico si se mantiene en concentraciones moderadas. Sirve para almacenar productos de deshecho del amoníaco que circula disuelto en la sangre hasta que se filtra en los riñones y sale en la orina. La urea tiene la siguiente estructura química:



vacuola Una estructura en forma de vesícula que se encuentra en el citoplasma, y sirve como un depósito para mantener alimento y productos de desecho, o como un vehículo para el paso de materiales a través de la membrana plasmática de una célula.

variancia (s^2) Estadístico que describie la extensión de dispersión de datos alrededor de un promedio (véase apéndice 2).

vaso Un tipo de xilema formado por células con paredes gruesas, agrupadas en sus terminaciones y formando tubos cilíndricos.

vellos Una proyección de la pared intestinal en forma de dedo, que aumenta el área del intestino y por lo tanto facilita la absorción del material alimenticio que pasa a través del tubo digestivo. Los vellos tienen una gran irrigación sanguínea y linfática para transportar los materiales que absorben hacia otras partes del cuerpo en donde se usan inmediatamente o se almacenan.

vellosidades coriónicas Proyecciones del corión que se extienden hacia la pared uterina en los mamíferos. Son crecimientos del saco embrionario (corión) y proveen las bases para el intercambio de materiales entre las superficies de la madre y de los embriones.

vida media El tiempo necesario para que la mitad de los átomos de una muestra radioactiva se conviertan a una forma más estable.

viruela Una enfermedad viral infecciosa y severa, controlada ahora por la vacuna contra la viruela.

vitalismo Interpreta la vida como una expresión por encima y más allá de las interacciones químicas y físicas de un grupo de moléculas.

vitaminas Sustancias químicas que se necesitan solamente en cantidades pequeñas y que se cree que contribuyen con las enzimas a catalizar las reacciones químicas específicas.

vivíparo Término aplicado a un organismo cuyo embrión se desarrolla dentro del cuerpo de la madre y obtiene sus materiales nutritivos de la madre.

xilema Tejido vascular vegetal que conduce agua y minerales desde la raíz hacia las hojas.

yema o **vitelo** Compuesto graso y proteico almacenado dentro del huevo, que sirve como la primera fuente de alimento para el embrión en desarrollo.

INDICE

INDICE

Aberraciones cromosómicas, 379
Abert Ardilla, 513
Abscisión, capa de, 205
Absoluta, temperatura, 68, 599
Absorción, 238
Acción, corriente de, 273
Acción, espectro de, 180
Aceptor de electrones, 142
Acetabularia crenulata, 106
Acetabularia mediterránea, 103, 106
Acetil CoA, 153
Acetilcolina, 293
Acídico, grupo, 137
Acidos grasos, 137
Actina, 276
Activación, energía de, 133
Actividad metabólica y tamaño celular, 109
Activo, sitio, de una enzima, 139
Activo, transporte, 113, 116
Adaptación al medio, 3, 10
Adaptativa, radiación, 517, 518, 580
Adenina, 389
Adenosina trifosfato (ATP), 139, 148, 153, 273, 335
Adhesión, 209
Adrenalina, 296, 327
Adrenocorticotrófica, hormona, 327
Aeróbica, respiración, 141, 145, 149
Aglutinación de espermatozoides, 422
Agua, ciclo del, 482
Agutí, en ratones, 362
Aislaislamiento, ecológico, 514
  en el origen de las especies, 513
  estacional, 514
  fisiológico, 515
  Isoleucina, 325
  por comportamiento, 515
Alantoides, 428
Alargamiento, zona de, 198
Alcohol etílico, 144
Alfa Centauro, 67
Alfa cetoglutárico, ácido, 147, 154
Algas, marinas, 559
  pardas, 559
  pardas doradas, 559
  verdes, 555
  verdes azuladas, 548, 553
Alquimia, 160
Alternancia de generaciones, 565

Alvéolo, 248
Allen, Mary B. 185
Allfrey, V.G., 158
Amaurótica, idiotez, 367
Ambiente físico, 472
  resistencia del, 483
Amiba, 1
Amibide, movimiento, 1
Amino, grupo, 137
Aminoácidos, 137, 154, 533
  tabla de, 603
Amnios, 428
Amoníaco, 257
Amonitas, 581
Amphioxus, desarrollo de, 426
Anacharis densa, 176
Anaeróbica, respiración, 141,145,149
Anafase, 332
Análisis estadístico, 32
Análogas, estructuras, 500
Anatomía comparada, 500
Anemia falciforme, 409, 509
Angiospermas, 197, 568, 570
Angstrom, unidad, 92
Anillos anuales, 203
Animal, polo, 425
Animal reino, diagrama taxonómico de, 614
Animales, tejidos, 121
Anteridio, 563, 571
Antifertilizina, 422
Antiviviseccionistas, 232
Apical, meristemo, 117, 198
Aplicada, investigación, 46
Archaeopteryx, 499
Arginina, 258
Aristóteles, 415
Aritmética, escala, 82
Arnon, D.I., 185
Arquegonia, 563
Arquenteron, 425
Arthropoda, 591
Asexual, reproducción, 8
Asociación, neuronas de, 297
Asteres, 331
Atómica, radiación, efectos en organismos, 78
Atómica, teoría, 578
ATP, *ver* adenosina trifosfato
Australia, aislamiento de tierra firme, 588
Autónomo, sistema nervioso, 303
Autorradiografía, 182, 397, 403
Autotrofos, 188, 538, 548
Auxinas, 214
Avery, O.T., 386
Avogadro, número de, 140
Axones, 126
Azar, en descubrimientos científicos, 54

Bacon, Roger, 27
Bacteria, 548, 549, 552
  conjugación de, 551
  desnitrificante, 480
  fijadora de nitrógeno, 479
  nitritante, 480
  putrificante, 480
  sulfurosa purpúrea, 552
  sulfurosa verde, 549, 552
Bacteriófago, T2, 35, 387, T4, 408
Baldwin, E., 157
Banting, F., 308
Bayliss, W.M., 56, 59
Beadle, George W., 88, 400, 444
Beriberi, 49
Bernard, Claude, 316, 327
Berthollet, M., 170, 175
Bilis, 228
Binomial, nomenclatura, 457
Binomiales, desarrollos, 348, 367
Biofísica, interpretación de la contracción muscular, 276
Biogénesis, 531
Biogenética, ley, 418
Bioquímica, interpretación de la contracción muscular, 273
Biótica, comunidad, 471
Biótico, potencial, 483
Biston betularia, 503
Blackman, F.F., 176
Blastema, 438
Blastocele, 424
Blastómero, 424
Blastoporo, 426
Blástula, 424
Boas, George, 44
Briggs, R., 442

Briofitas, 565
Brontosaurio, 581

Cadena alimenticia, 476
Caloría, 140
Calvin, Melvin, 181
Cambium, 117
Cambriano, período, 581
Cannon, W.B., 327
Capilaridad, 210
Cápsula de Bowman, 259
Carbohidratos, 134, 533
Carbono, ciclo del, 478
  monóxido de, 152
Cardíaco, tejido muscular, 57, 125
Carnívoros, 474
Carotenoides, pigmentos, 179
Cartílago, 124
Catálisis, 138
Catastrofismo, 499
Céfalo-raquídeo, líquido, 300
Ceguera para los colores, rojo-verde, 382
Celenterados, 593
Celsius, escala de temperatura de, 600
Célula, 3, 14, 98
Celular, división, 8, 329
  membrana, 110
  pared, 98
  teoría, 90
Células, tamaño de las, 109
Celulasas, 230
Celulosa, 230
Centrígrada, 600
  escala de temperatura, 68
Central, sistema nervioso, 297
Centriolos, 99, 335
Cerebelo, 299
Cerebro, 298
Cianuro, 152
Cíclica, fotofosforilación, 187
Ciclo, del agua, 482
  del carbono, 478
  del nitrógeno 479
Ciencia experimental, bases racionales de, 44
Ciencias, limitaciones de, 43
Científico, método, 28
Científico, procedimiento, 27
Cigote, 8
Cilindro vascular, 199
Cinética, energía, 132
Circulación, 241
Circulatorio, sistema, 241
Citidina, trifosfato, 141
Citocromo, 147
  oxidasa, 147
Citología, 22, 90
Citoplasma, 95, 98
Citosina, 389
Cítrico ácido, 146, 151
  ciclo del, 145
Citrulina, 258
Cladophora, 180
Clivaje en el desarrollo embrionario, 424
Clorofila, 99, 177
Cloroplastos, 99
Cnidaria, 593
Coacervación, teoría de la, 536
Código genético, 401
Coelacantho, 592
Coenzima A, 146, 153
Cohesión, 209
Colonia, en bacteria, 551
Coloración protectora, 503
Columnar, epitelio, 121
Comparada, anatomía, 500
Competencia intraespecífica en poblaciones naturales, 488
Complejidad en animales, 593
Comportamiento aprendido, 7
Comunidad biótica, 471
Comunidades, 22
Conant, James Bryant, 45
Condicionado, reflejo, 303
Conductores, tejidos, 120
Congénitas, malformaciones, 447
Coníferas, 568
Conjugación, en bacterias, 551
  en *Spirogyra*, 557
Conjugación, tubo de, 557
Conjuntivo, tejido, 124
Conservación de la materia, ley de la, 134
Consumidores en ecosistemas, 472
  primario, secundario, terciario, 474
Continuidad del plasma germinal, 19

Control de la respiración, 248
de la síntesis de enzima, 446
Control, grupo de, 50
Copper, Basin Tennessee, 23
Corcho, 15
Corión, 429
Coriónicas, vellocidades, 428
Corriente de acción, 273
Corteza, 199, 258
Craneales, nervios, 300
Creación especial, 497, 529
Crecimiento, 7
curva de, en poblaciones humanas, 488
Crestas, 100
Cretáceo, período, 581
Cribosos, tubos, 120
Crick, F.H.C., 389
Cromátida, 338
Cromatina, 15
Cromatografía, 182
Cromoplastos, 99
Cromosomas, 109
composición química de los, 385
homólogos, 337
maternos, 337
paternos, 337
Cromosómicas, aberraciones, 379
Crucial, experimento, 37, 58
Cúbico, epitelio, 121
Curare, 296
Cutina, 204

Charles, ley de, 345
Chironomus tentans, 404, 405
Chlamydomonas, ciclo de vida de las, 556
Chlorella, 175, 181

Danforth, mutación de cola corta, 448
Darwin, Charles, 20, 215, 458, 497
pinzones de, 519
Darwinismo, 577
Datos geológicos, 542
Datos, variación de, 75, 601
DDT, *ver* dicloro-difenil-tricloro-etano
De Broglie, Louis, 92
Decarboxilación, 146
Deducción, 29
en Matemáticas, 30
lógica, 29
Degeneración, en el código genético, 407
Deglución, 232
Degradación, proceso de, 4
Deleciones, 379
Del pasto, rana, 462
Dendritas, 126
Dendrógrafo, 211
Desnitrificantes, bacterias, 480
Densidad, factores dependientes de la, 486
Deoxirribonucleico, ácido (DNA), 109, 385, 434
utilización en taxonomía, 465
Deoxirribosa, 389
Desaminación, 256
Desarrollo, bases genéticas del, 444
intrauterino, 428
De Saussure, Nicholas Theodore, 173
Descomponedores en un ecosistema, 473
Descomposición radioactiva, 542
Deshidratación, síntesis de, 137, 258
Despolarización, 271
Devoniano, período, 562
DFP, *ver* di-isopropilfluorofosfato
Diafragma, 248
Diagrama taxonómico, 466, 610
Días cortos, plantas de, 220
Diatomeas, 559
Dicloro-difenil-tricloro-etano (DDT), 54
Dicotiledóneas, 197
Dicotómico, 562
Didinium, 89
Dieta, 227
Diferenciación, 9, 10
en desarrollo embriológico, 415
Diferencial, fertilidad, 21, 502
Digestión, 226
Di-isoprofilfluorofosfato (DFP), 296
Dinámico, equilibrio, 112, 317
Dinosaurios, 523, 581
Diploide, 337
Distribución normal, curva de, 73
Divergencia evolutiva, 514
División celular, 110
DNA, *ver* ácido deoxirribunucleico

Dominación incompleta, en ganado, 360
Dominantes, genes, 17, 356
Down, síndrome de (mongolismo), 340
DPN, 143
Driesch, Hans, 26, 417
Drosophila melanogaster, 18, 435, 461, 512
Duodeno, 57

Ecología, 22, 472
Ecológico, aislamiento, 514
Ecológico, nicho, 472, 580
Ecosistema, 472, 474
Ectodermo, 424
Efectores, 447
Eficiencia de la fotosíntesis, 188
Eijkam, Christian, 49
Electroforesis, 464
Electrones, aceptor de, 142
Electrones, transferencia de, 143
Electrónico, microscopio, 92
Electroquímica, naturaleza del impulso nervioso, 286
Electroquímico, potencial, 270, 271
Embriología, 22, 414
  experimental, 416
Embrionaria, inducción, 431
  región, 117, 198
Emociones, 44
Encéfalo, 298, 299, 301, 305
  partes del, 298
Endergónicas, reacciónes, 132, 133
Endocrina, glándula, 61
Endocrino, sistema, 306
Endodermis, 199
Endodermo, 424
Endoplásmico, retículo, 101
Energía, barrera de, 133
  cinética, 132
  de activación, 133
  pirámide de, 477
Englemann, T.W., 180
Enlaces fosfato de alta energía, 139, 142
Enteroquinasa, 229
Entrecruzamiento, 338, 377
Enzimas, 138
  inhibidores de, 139
  síntesis de, control de, 446
Epigénesis, 415
Epinefrina, 296, 308, 324
Epistasis, 384
Epitelial, tejido, 121
Epitelio columnar, 121
  cúbico, 121
  escamoso, 121
  glandular, 121
  sensorial, 124
Equilibrio dinámico, 112, 317
  fase de, 81
  genético, 507
Eritrocitos, 125
Error de muestreo, 71
Errores científicos, 81
Escala, aritmética, 82
  logarítmica, 83
  transformaciones de, 81, 82
Escamoso, epitelio, 121
Escherichia coli, 240, 394, 399, 407, 446
Esfínter muscular, 235
Eslabón perdido, 22, 499
Esófago, 56
Especiación en evolución, 514
Especialización, 9, 523
Especie (s), 457
  concepto de, 460
  multidimensional, 463
  transmutación de, 498
Específica, herencia, 16
Espectro de acción, 180
Esperma, 8, 38, 126
  aglutinación de, 421
Espermatogénesis, 337
Espermatozoide, 38, 126
Espinal, médula, 300
Espinales, nervios, 300
Espiración, 247
Espontánea, generación, 498, 529
Esporangio, 563
Esporofita, 563, 565
Esporos de algas filamentosas, 554
  de helechos, 563
Esquelético, músculo, 125
Estacional, aislamiento, 514
Estadístico, análisis, 32
Estambres, 571
Estándar, desviación, 75
Estático, equilibrio, 317

Estigma, 571
Estilo, 571
Estímulo, 7
Estípula, 203
Estómago, 234
  movimientos del, 234
Estomas, 162
Estriaciones, 125
Estriados, músculos, 125
Estructuras análogas, 500
  homólogas, 500
  vestigiales, 500
Eter, 45
Etílico, alcohol, 144
Evolución del desarrollo, 427
  como una hipótesis de trabajo, 580
  concepto de población de la, 507
  divergencia en, 514
  especiación en, 514
  teoría de, 20, 497, 579
Evolutiva, divergencia, 514
Evolutivo, origen, de aves, mamíferos, 586
Excreción, 3, 5, 241, 255
Exergónicas reacciones, 132
Experimental, embriología, 416
  genética, 353
  grupo, 50
Experimentales, interpretación de los resultados, 33
Experimentos, 29
  cruciales, 37
Exponenciales, escalas, 83
Extinciones en masa, 581
Extracelular, digestión, 277
  fluido, 6
Extraembrionarias, membranas, 428
Extrapolación, 77

Factores limitantes en fotosíntesis, 183
Fagos, 35
Fahrenheit, conversión a centígrados, 599
  escala de temperatura, 68
Falciforme, anemia, 409, 509
Fase, contraste de, microscopía, 91
Felis domestica, 460, 463
Fenilcetonuria, 398
Fenotipo, 361
Fermentación, 143, 275
Ferridoxina, 184
Fertilidad diferencial, 502
Fertilización, 8, 39, 421
  experiementos con relación a las bases de la, 39
Fertilizina, 422
Fibras musculares, 271
  del huso, 100, 331
Fibrosas, raíces, 124, 198
Fibrovasculares, haces, 200
Filogenéticas, de invertebrados, 589
  relaciones, 585
Filogenia, 586
Filósofos, 43
Filtración, 260
Físico, medio, 472
Fisiológico, aislamiento, 514
Fisión, 8
Fitocromo, 221
Flagelados, 555
Floema, 118, 212, 570
  movimiento de materiales en el, 212
Flogisto, teoría del, 45, 160
Flores, 196
Flores, adaptación a los insectos, 572
Fluorescencia, 184
Fosfato, enlaces de alta energía, 139
Fosfatos en el DNA, 389
Fosfolípidos, 98, 137
Fósiles, 499, 581
  «vivientes», 592
Fotofosforilación cíclica, 187
  no cíclica, 186
Fotones, 181
Fotoperiodicidad, 216
Fotosíntesis, eficiencia de la, 188
  reacciones a la luz, 183
  reacciones de la oscuridad, 181
  visión moderna de la, 176
Fox, Sidney W., 534, 536
Fraenkel-Conrat, Heinz, 540
Fruta, 571
  mosca de la, 18, 109, 340, 380, 435, 461, 512
Fucosantina, 559
Fumárico, ácido, 145, 151
Fundamentales, tejidos, 121

Galápagos, islas, 489, 519
Galvani, Luigi, 282
Gametofito, 563
Gametogénesis, 338
Gametos, 8, 126
Gases respiratorios en la sangre, 252
Gastrina, 232
Gastrocele, 425
Gastrovascular, cavidad, 593
Gástrula, 419, 425
Gastrulación, 425
Gause, hipótesis de, 488
Gene, concepto de, 16
  definición de, 407
  estructura del, 389
  función del, 397
Gene-cadena polipeptídica, 404
Gene-enzima, hipótesis, 400
Generación espontánea, 498, 529
Generaciones, alternancia de, 565
Generalizaciones inductivas, 34
Genes, 17, 360
  degeneración en, 407
  dos pares de, 362
  universalidad del, 407
  y desarrollo, 444
Genética a la deriva, 516
  de poblaciones, 507
  experimental, 353
Genética, bases matemáticas de la, 345
  prognosis, 367
Genético, equilibrio, 507
  patrimonio, 507
Genotipo, 362
Geológicos, obtención de datos, 542
Geometría de la célula, 109
Geotropismo, 216
Germinal(es), capa(s), primaria(s), 423
  continuidad del plasma, 19
Giberélico, ácido, 220
Giberelinas, 215, 219
Gimnospermas, 567
Golgi, complejo de, 101, 103
Glandulares, células epiteliales, 124
Glicólisis, 143
Glomérulo, 259
Glucosa, 136, 154
  nivel en la sangre, 323
Glutamina, 154
Gráfica filogenética, 22
Grana, 178
Grasas, 137
Grasos, ácidos, 136
Grew, Nehemiah, 162
Griffith, F., 385
Gris, Media luna, 431
Guanina, 389
Guanosina, trifosfato, 141
Guarda, células de, 204
Gurdon, J. B., 443
Gusano de tierra, 589

Habitat ecológico, 472
HACT, *ver* hormona adrenocorticotrófica
Haeckel, Ernst, 419
Haldane, J. S., 321
Hales Stephen, 162
Hambre, causas del, 236
Hämmerling, experimentos en *Acetabularia*, 103
Haploide, 337
Hardy, G.H., 508
Hardy-Weinberg, ley de, 508
Harrison, Ross, G., 433
Harvey, William, 242
Hasler, A.D., 32
Helmholtz, Hermann Von, 45
Hemofilia, 382
Herbáceas, plantas, 197
Herbívoros, 474
Herencia, mezcla de, específica, 16, 360
Heterogamia, 559
Heterótrofos, 188, 538
Heterozigote, 361
Hidrofílico, 392
Hidrofóbico, 390
Hidrólisis, 137, 228
Hígado, 323
Hipófisis, 306
Hipotálamo, 299, 318, 319, 323
Hipótesis, 28, 29
  confiabilidad de, 35
  falsa, 31
  tipos de, 35
Histograma, 71

Histología, 90
Histomas, en cromosomas, 385
Hodgin, A.L., 289
Hoja, 196, 203
  primordio de, 204
Holtfreter, J., 430
Homeostasis, 318
Homólogas estructuras, 500
Homólogos, cromosomas, 337
Homozigote, 361
Hooke, Robert, 15
Hormona adrenocorticotrófica, 327
Hormonas, 60, 214
Hueso, 124
Huevo, 8, 126
Huxley, A.F., 289
Huxley, H.E., 278
Hydra, 227, 246, 437, 439

Idiotez amaurótica, 367
Impermeable, membrana, 111
Incompleta, dominancia, 360
Indol-3 acético, ácido, 217
Inducción embriónica, 431
Inductiva, lógica, 34
Inductivas, generalizaciones, 34
Ingehhousz, Jan, 167, 178
Ingestión de alimentos, 226
Inhibidores de enzimas, 139
Innata, respuesta, 7
Inserción muscular, 281
Inspiración en respiración, 248
Insulina, 308, 324
Interfase, 330
Interpolación de datos, 77
Interpretación de resultados experimentales, 32
Intraespecífica, competencia en poblaciones naturales, 488
Intrauterino, desarrollo, 428
Inversiones cromosómicas, 380
Invertebrados, evolución de los, 589
Investigación aplicada, 46
  básica, 46
  pura, 46
Islotes de Langerhans, 324
Isogametos, 556
Isogamia, 556
Isoleucina, 325

Jacob y Monod, hipótesis del regulador de, 446
Jenner, Edward, 54

Kaibab, ardilla de, 513
Kaibab, venado de, 485
Katz, Bernard, 289
Kelvin, conversión de Fahrenheit, 599
  escala de temperatura de, 68
Kepler, Johannes, 44
Kilocaloría, 140
King, T. J., 442
Krebs, ciclo del ácido cítrico de, 143, 145, 152

Láctico, ácido, 144
Lamarcismo, 45
Langerhans, islotes de, 324
Larva, 421
Lateral, meristemo, 117
Latido cardíaco, causa del, 243
Lavoisier, Antoine Laurent, 164
Lehninger, A.K., 158
Lemmings, 487
Leñosas, plantas, 197
Leucocitos, 124
Leucoplastos, 99
Lewis, G.N., 38
Ley, de acción de masas, 325
  de la conservación de la materia, 134
  de la distribución independendiente, 364
  de segregación, 357
Leyes de Mendel, 27, 357, 363
Liebre de la nieve, 484
Ligamentos, 124, 282
Ligamiento, 373
Lignina, 197
Limitaciones de la ciencia, 43
Límite de los datos, 75
Limulus, 244
Línea gráfica, 73
Linfa, 242, 254
Linfático, sistema, 241
Linnaeus, Carolus, 455, 577
  sistema de, 455

Lipasa, 228
Lípidos, 98
en cromosomas, 385
Líquenes, 503
Lisina, 422
Lisis, 102
Lisosoma, 101
Lisozimas, 549
Lobo, de Tasmania, 455
Loci de los genes, 377
Loeb, Jacques, 26
Logarítmica, fase, 81
Logarítmicas, escalas, 83
Logaritmos, 83
Lógica deductiva, 29
inductiva, 34
Longistigma caryae, 212
Longitud de onda de la luz, 178
Lotka, A.J., 46
Luria y Delbrück, experimentos en mutación, 35

MacDougal, D.T., 211
MacLeod, C.M., 386
Macromoléculas, 137
Malformaciones congénitas, 447
Málico, ácido, 139, 151
Maltasa; Maltosa, 228
Malucas, 589
Mammalia, 457
Mamíferos, origen evolutivo de los, 586
y reptiles, diferencia entre, 587
Mangold, Hilde, 432
Mapeo de cromosomas, 377
Marsupiales, 455
Masa, extinción en, 581
Masas, acción de, ley de, 325
Matemáticas, deducción en las, 30
Maternos, cromosomas, 337
McCarty, M., 386
Macanicismo, 24
Mediana, 74
Médula suprarrenal, 324
oblongada, 300
Medular, región, 258
Meiosis, 337, 357
Melanínicas, polillas, 503
Membrana plásmática, 110
nuclear, 102
permeabilidad diferencial de la, 111
unitaria, 98
Mendel, Gregor Johann, 16, 355, 357
Mendel, leyes de, 27, 357, 364
Meninges, 300
Mensajero RNA, 401
Meristemático, tejido, 117
Meristemo apical, 117, 198
lateral, 117
Meselson, M., 394
Mesodermo, 419, 423, 594
Metabólica, actividad y tamaño celular, 109
Metabólica, velocidad, 82
Metabolismo, 3, 4
celular, 131
Metafase, 332
Metamorfosis, 421
Método científico, 28
Métrico, sistema, 67
Micropilo, 422
Microscopia, campo brillante, 91
campo claro, 91
campo oscuro, 91
contraste de fases, 91
Microscopia electrónica, 92
Micrótomo, 91
Migración, de organismos en el patrimonio genético de las poblaciones, 516
del salmón, 28
Miller, Stanley, 533
Mínimo, medio, 399
Minkowski, O., 307
Miofibrillas, 276
Miosina, 276, 444
Mirsky, A.E., 158
Mitocondrias, 100, 147
Mitosis, 330, 334
Modelos científicos, 467
Modo, 73
Mol, definición de, 140
Mongolismo, 340
Monocotiledónea, 197
Morfogénesis, 435
Morgan, Thomas Hunt, 380
Mosaico, teoría del, 417
Moscona, A. A., 440

Motora, neuronas, 297
Movimiento, 6
  amiboideo, 1
Muller, Fritz, 418
Müller, Johannes, 45
Muller, Paul, 54
Multicelularidad, evolución de la, 593
Multidimensional, concepto de especies, 463
Muscular, contracción, 273, 276
  tejido, 125
Músculos, 270
  lisos, 125
Musgos, 565
Mutación, velocidad, 78
Mutaciones, 18, 27, 35
  de cola corta de Danforth, 447
  experimento sobre la espontaneidad de las, 35

NAD, *ver* nicotinamida adenina dinucleótido
NAF, 154
Natural, selección, 20, 27, 502
Nefrón de riñón, 259
Negativa, retroacción, 319
Nervios, 270
  craneales, 300
Nervioso, impulso, 282
  sistema, autónomo, 303
  sistema, central, 297
Neuromuscular, unión, 295
Neuronas, 126
  de asociación, 297
  motoras, 297
  sensoriales, 296
Neurospora crassa, 88, 399, 435, 444
Newton, ley de, 578
Nicho ecológico, 472, 580
Nicotinamida adenina dinucleótido (NAD) 143, 144, 146, 148
Ninfa, 421
Nitratante, bacteria. 480
Nitrógeno, bacterias fijadoras de, 479
Niu, M. C., 433
No cíclica, fotofosforilación, 187
No disyunción de cromosomas, 340
Nomenclatura bonomial, 457
Nostoc, 553
Nuclear, membrana, 102
Nucleolo celular, 93, 98, 102, 108, 109
Nucleoplasma, 98, 102
Nucleoproteínas, 109
Nucleótidos en DNA, 390
Numéricos, datos, 53

Ondas de la luz, teoría de las, 178
Oogénesis, 338
Oparin, A.I., 536
Operador, gene, 447
Operón, 447
Ordoviciano, período, 592
Organelos celulares, 14, 98, 103
Organizadores embrionarios, 431
Organos, 4, 90
Origen de los músculos, 280
Origen de las especies, 497
Origen de las especies, aislamiento en el, 513
Orina, 257
Ornitina, en reacciones de síntesis de deshidratación, 257
Ornitorrinco, 588
Oscillatoria, 553
Osmosis, 114, 116
Osmótica, presión, 114
Ovario, 571
Ovíparo, 421
Ovovivíparo, 421
Ovulos, 571
Oxaloacético, ácido, 146, 151
Oxidación, 142
Oxihemoglobina, curva de disociación, 254

Paleontología, 22
Páncreas, 56, 323
Paramecio, 76, 89, 489
Parasimpático, sistema nervioso, 304
Partenogénesis, 416, 423
Pascal, Blaise, 350
Pascal, triángulo, 350
Pasivo, transporte, 114
Pasteur, Louis, 54, 530
Paternos, cromosomas, 337
Pavlov, Iván, 231
Pb^{206}, 542

Pecíolo, 203
Pepsina, 228
Pepsinógeno, 230
Peptídico, enlace, 133
Pericíclo, 199
Periférico, sistema nervioso, 297
Periódica, tabla, 453
Periostio, 281
Peristalsis, 234
Peristálticos, movimientos, 232
Permeabilidad diferencial, 111
Permiano, período, 581
Peromyscus, 69
PGA, 182
PGAL, 182
Pico, variaciones en la profundidad, 489
Pilórica, válvula, 57, 235
Pinocitosis, 99
Pinzones, de Darwin, 519
Pirámide de energía, 477
de masas, 477
Pirimidinas, 389
Pirúvico, ácido, 144
Pistilos, 571
Pituitaria, glándula, 306, 327
Placenta, 429
Planaria, 437
Plantas de día corto, 220
de día largo, 220
Plasma sanguíneo, 124
Plasmágenes, 449
Plasmática, membrana, 14, 98
Plastidios, 99
Población fundadora, 516
genética de, 507
humana, 488
Poblacional, concepto de la evolución, 507
Poder resolutivo del microscopio, 91
Polaridad, 114
Polarización, 270
Polen, tubos del, 569, 571
Polidactilia, 447
Polilla pintada, 503
Polimorfismo, 459
Poliploidea, 336
Porta, vena, 232
Positiva, fase de aceleración, 81
retroacción, 319
Potencial biótico, 483
electroquímico, 270
energía, 132
Precámbrica, era, 589
Predicciones, de hipótesis científicas, 29
Preformación, teoría de la, 40, 415
Presa-depredador, relaciones, 476
Presión parcial, 253
Priestley, Joseph, 165, 188
Primaria, raíces, 198
Primarios, capas germinales primitivas, 423
consumidores, 474
Primordios foliares, 204
Principio de exclusión competitiva, 488
Principio del producto de la probabilidad, 347
Profase, 331
Prognosis genética, 367
Propósitos, en evolución, 523
Prosecretina, 331
Protección, tejidos de, 120
Protectora, coloración, 503
Proteínas, 137, 138, 227
digestión de las, 227
Proteínas, metabolismo de la, 154
Prueba por contradicción, 251
científica, 29
Pseudópodos, 1
Psilotum, 561, 562
Punnett, cuadrado, 361
Purinas, 389
Putrificantes, bacterias, 480

Quanta, 181
Quantum, teoría del, 181
Quimiosíntesis, 529, 532
Quimiotrofismo, 216
Quimo, 57
Quimógrafo, 59

Racionales, bases de la ciencia experimental, 44
Radiación adaptativa, 517, 518, 580
atómica, 78
y ratones, 32

Radicales, pelos, 198
Radioactivo, desperdicios, 542
Raíz, 196, 198
  área expuesta al suelo, 198
  cofia de la, 198
  fibrosa, 124, 198
  presión de la, 210
Rana pipiens, 463
Ranas del pasto, 462
Rayos X, 32
Rayos X, difracción y estructura DNA, 392
Reabsorción, 261
Reacción reversible, 151
Recesivos, genes, 17, 356
Redi, Francesco, 530
Reduccional, división, 142, 337, 339
Refleja, acción, 231, 302
Reflejo, arco, 301
Reflejo condicionado, 303
Regeneración, 435
Región de maduración, 199
Reguladores, genes, 446
Reino vegetal, diagrama taxonómico del, 611
Relaciones filogenéticas, 586, 589
Religión y ciencia, 43
Renina, 230
Reposo, potencial de, 287
Reproducción, 3, 8
  celular, 329, 343
Reproductivo, tejido, 126
Reptiles, evolución de los, 587
  y mamíferos, diferencias entre ellos, 587
Resistencia del medio, 483
Respiración, 141
  aeróbica, 141, 145, 149
  anaeróbica, 141, 145, 149
  bases químicas de la, 249
  eficiencia de la, 149
  velocidad de, control, 249
Respiratoria, cadena, 100, 147
Respiratorio, centro, 323
  intercambio, 246
Respuesta del «todo o nada», 272
  aprendida, 7
  de comportamiento, 7
  innata, 7
Retroacción con enzimas, 446
  mecanismos de, 319
  negativa, 319
  positiva, 319
Reversible, reacción, 151
Rhino, en ratones, 353
Ribonucleico, ácido (RNA), 109, 385, 434
  mensajero, 401
  soluble o de transferencia, 402
Ribosa, 136
Ribosomas, 101
  y síntesis de proteínas, 402
Riñones, 255, 258
Rizoides, 562
Rizoma, 563
RNA, *ver* ribonucleico ácido, 109, 385, 434
Rodentia, 457
Roedores, 457
Roentgen, 32
Roux, Wilhelm, 417
Rubéola, virus, 447
Rutherford, Lord, 45

Sacarasa; Sacarosa, 228
Salamandra, 437
Salmón plateado, 28
Sanger, Frederick, 309
Sangre, 125
Sanguíneo, plasma, 125
Sapo, con garras, surafricano, 437
Sarampión alemán, 447
Schleiden, Matthias, 16
Schotté, O.E., 434
Schrödinger, E., 12
Schwann, Theodor, 16
Secretina, 60
Sed, 236, 237
Segmentación en anélidos, 592
  en atrópodos, 592
  en moluscos, 592
Segregación, ley de la, 357
Segunda ley de termodinámica, 189, 492
Selección natural, 20, 27, 502
  sexual, 511
Semen, 38
Semillas, helechos con, 567

Semipermeable, membrana, 111
Senebier, Jean, 171
Sensorialidad, 3
Sensorial, epitelio, 124
Sensoriales, neuronas, 296
Sexo, ligamiento al, 381
Sexual, reproducción, 8
Sexual, selección, 511
Sigmoide, curva, 80
Si... entonces, razonamiento, 29
Siluriano, período, 561
Simpático, sistema nervioso, 303
Simple, azúcar, 137
Sinapsis, nerviosa, 126, 292, 293
Sinapsis de cromosomas, 338
Síndrome de Down, 340
Singer, Marcus, 439
Sino-auricular, nódulo, 244
Síntesis, procesos de, 4
Síntesis de deshidratación, 137, 257
Sistema métrico, 67
Sistemas, 4, 90
Soluble, RNA, 402
Somatoplasma, 19
Spallanzani, Lazaro, 39, 230
Spemann, Hans, 431
Spirogyra, 557
Stahl, F.W., 394
Starling, E.H., 56, 59
Succínica deshidrogenasa, 151
Succínico, ácido, 151
Sulfurosa, purpúrea, bacteria, 174, 552
Superficial, área, relación superficie-Volumen, 85
Sustratos, 138, 228
Szent-Gyorgyi, Albert, 151, 152, 273

Tálamo, 299
Tallo, 200
  tensión del, 209
Tamaño de la célula, 109
Tatum, Edward, L., 88, 400
Taxonomía, bioquímica, 464
  Comisión internacional de, 458
  definición de, 453
Taxonómicos, diagramas, 466, 610
Taylor, J. A., 396
Tejido(s) animal (es), 121
  conjuntivo, 124
  de conducción, 120
  definición, 4
  epitelial, 121
  fundamental, 121
  glandular epitelial, 121
  meristemático, 118
  reproductor, 126
  vegetal, 118
Telofase, 333
Temperatura, Celsius, 600
  conversión de, 599
  corporal, 316
  escala absoluta (kelvin), 68
  escala centígrada, Fahrenheit, 68, 69, 599, 600
  regulación de la, 318
Tendones, 599
Tensión, 254
  del tallo, 209
Teófrasto, 454
Teoría atómica, 579
  de la evolución, 579
  de transmutación, 160
Terciarios, consumidores, 474
Termodinámica, ley de la, 189
  primera ley de, 134
Testosterona, 307
Tetradas, formación, 338
Thimann, K.V., 217
Timina, 389
Tinción, 91
Típicas, células, 95
Tiroxina, 309
TMV, *ver* virus del mosaico del tabaco, 539
Torácica, cavidad, 248
Transferencia, RNA, 402
Transformación, procesos de, 4
Translocación, 205
Transmutación de especies, 498
  teoría de la, 160
Transpiración, fuerza de la, 209
Transporte activo, 113
  de electrones, 143
  pasivo, 114
Trazadores, utilización en investigación biológica, 205, 207

Trilobitas, 581
Triplete, código del, 406
Tripsina, 228
Tripsinógeno, 228
Tropismo, 216
Tyrannosaurus, 581

U^{238}, 542
Umbral para la respuesta muscular, 272
Unitaria, membrana, ver, Membrana unitaria
Uracíl, 401
Urea, 257
Urico, ácido, 257
Uridina trifosfato (UTP), 141

Vacuolar, membrana, 99
Vacuolas, 99
Vago, nervio, 58, 248
Validez científica, 32
Van Helmont, Jan Baptista, 161, 530
Van Niel, C.B., 174, 175
Vapor, hipótesis del, 39
Variable, 29, 51
Variancia, 75, 601
Vascular, cilindro, 199
Vasculares, tejidos, 117
Vasos, 117, 571
Vaucheria, 558
Vegetal, polo, 425
Vegetal, tejido, 117
Vellosidades cariónicas, 429
Venado Kaibab, 485
Verworn, Max, 13
Vestigiales, alas, 18
Vestigiales, estructuras, 500
Vida, escala de, 24
  horas de, 544
Vida media, 542
Virus, 2
  y el origen de la vida, 538
Virus del mosaico del tabaco, 539
  T^2, 387
  T^4, 408
TMV, 539
Vitalismo, 24
Vitamina K, 228
Vitelino, saco, 428
Vivíparo, 421
Volta, Alessandro, 285
Volvox, 556, 557, 593
Von Bertalanffy, L., 12

Watson, J.D., 389
Watson-Crick, modelo del DNA
  estructura, 389, 397
Weinberg, W., 508
Weismann, August, 19, 418
Went, Fritz, 216
Whatley, Frederick R., 185
Whitehead, Alfred North, 236
Wilson, H.V., 440

Xenopus laevis, 437, 443
Xilema, 117, 570

Yema, 420

NOTAS

BIOLOGIA E INVESTIGACION CIENTIFICA es un libro de texto para un curso introductorio en Biología. Este no presume, por tanto, previo conocimiento en la materia. Incluye algunos conceptos sobre la evolución, la herencia, la transformación de la energía, el desarrollo, la ecología y la dinámica en el funcionamiento de animales y plantas.

El texto sostiene que la naturaleza básica de la Biología es observable y experimental. Reproduce los experimentos cruciales y el desarrollo de las ideas que han conducido a la formulación de la teoría general, a fin de ilustrar cómo han sido construidos, modificados y eventualmente destronados los conceptos científicos. Hace uso de la inducción para contribuir a la comprensión por parte del estudiante de la evidencia observable y experimental sobre la cual se basa la generalización.

FONDO EDUCATIVO INTERAMERICANO, S.A.
Bogotá · Cali · México · Panamá · San Juan · Santiago · São Paulo